

N° D'ORDRE :
296

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Bernard DURAND

Première thèse. — LE COMPLEXE « MERCURIALIS ANNUA L. S. L. » :
UNE ÉTUDE BIOSYSTÉMATIQUE.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 23 avril 1963 devant la Commission d'examen.

MM. L. EMBERGER	<i>Président.</i>
M ^{me} M. L. DE POUQUES	} <i>Examineurs.</i>
MM. A. L. M. BONNET	
M. GUINOCHET	

Professeur à la Faculté des Sciences
de Paris, centre d'Orsay.

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1963

N° D'ORDRE :
296

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Bernard DURAND

Première thèse. — LE COMPLEXE « MERCURIALIS ANNUA L. S. L. » :
UNE ÉTUDE BIOSYSTÉMATIQUE.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 23 avril 1963 devant la Commission d'examen.

MM. L. EMBERGER	<i>Président.</i>
M ^{lle} M. L. DE POUQUES	} <i>Examineurs.</i>
MM. A. L. M. BONNET	
M. GUINOCHE	
Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, centre d'Orsay.	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1963

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Doyen.

M. B. CHARLES.

Assesseurs.

MM. R. JOUTY, I. ASSENMACHER.

Doyen honoraire.

M. P. MATHIAS.

Professeurs honoraires.

MM. R. JACQUES, M. CASTERAS, E. CARRIÈRE, E. TURRIÈRE,
J. SOULA, G. DENIZOT, J. GRANIER.

Professeurs titulaires.

MM.	M. MOUSSERON	Chimie.
	L. EMBERGER	Botanique.
	CH. BOUHET	Physique.
	P. MATHIAS	Zoologie et biologie générale.
	J. P. ROIG	Physique.
	P. CHATELAIN	Minéralogie et cristallographie.
M ^{lles}	O. TUZET	Zoologie et biologie générale.
	G. CAUQUIL	Chimie.
MM.	J. SALVINIEN	Chimie-physique.
	G. COUCHET	Mécanique supérieure.
M ^{lles}	A. M. VERGNOUX	Physique.
MM.	J. AVIAS	Géologie.
	P. VIELES	Chimie.
	J. RABINOVITCH	Physique.
	E. KAHANE	Chimie biologique.
	J. J. MOREAU	Mécanique rationnelle.
	B. CHARLES	Mathématiques pures.
	J. MOTTE	Botanique.
	R. JOUTY	Physique.
	C. CHALIN	Physique.
	I. ASSENMACHER	Physiologie animale.
	B. PISTOULET	Physique.
	CH. ROUMIEU	Mathématiques.
	A. POTIER	Chimie minérale.

Professeur titulaire en surnombre.

M. M. BOUX Mathématiques.



Professeurs sans chaire.

M ^{me}	J. CHARLES	Mathématiques.
M.	R. JACQUIER	Chimie.
M ^{me}	M. DE POUCQUES	Botanique.
MM.	R. LAFONT	Physique.
	P. MURAOUR	Géophysique appliquée.
	J. FALGUEIRETTES	Minéralogie.
M ^{me}	M. LAFON	Mathématiques.
MM.	M. MATTAUER	Géologie.
	P. CAILLON	Physique.
	G. TOURNE	Chimie.

Maîtres de Conférences.

MM.	L. EUZET	Zoologie.
	J. RÉMY	Géologie.
M ^{me}	G. VERNET	Biologie animale.
MM.	H. ANDRILLAT	Astronomie.
	P. DEMANGEON	Géologie.
	CH. SAUVAGE	Botanique.
	A. BONNET	Botanique.
	H. CHRISTOL	Chimie.
	E. GROUBERT	Physique.
	J. ROUZAUD	Chimie.
M ^{me}	H. GUASTALLA	Biologie physico-chimique.
MM.	J. P. LAFON	Mathématiques.
	A. STEINER	Psychophysiologie.
	G. LAMATY	Chimie.
	C. DELOUPY	Physique.
	L. GRAMBAST	Botanique.
	R. GAUFRES	Chimie.
	F. PROUST	Géologie.
	A. BASSOMPIERRE	Physique.
	A. MARTINEAU	Mathématiques.

Charges d'Enseignement.

MM.	M. LEFRANC	Mathématiques.
	A. STURER	Mathématiques.
M ^{lle}	A. BAILLETTE	Mathématiques.

Secrétaire principal.

M. E. SIAU.

LE COMPLEXE *MERCURIALIS ANNUA* L. S. L. UNE ÉTUDE BIOSYSTÉMATIQUE

Par Bernard DURAND

SOMMAIRE

INTRODUCTION	585
Etudes morphologiques (p. 586) ; Systématique (p. 586) ; Recherches biologiques (p. 588) ; Conceptions actuelles et recherches personnelles (p. 591).	
MATÉRIEL ET TECHNIQUES	594
Chapitre Premier. — Caryologie des Mercuriales annuelles.	595
Plaques métaphasiques somatiques (p. 595) ; Méiose (p. 597) ; Caryologie et types biologiques (p. 598).	
Chapitre II. — Répartition géographique des Mercuriales annuelles.	599
A. — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE	599
1° Cytotype diploïde $2x = 16$ (p. 599) ; 2° Cytotype tétraploïde $4x = 32$ (p. 599) ; 3° Cytotype hexaploïde $6x = 48$ (p. 599) ; 4° Cytotype octoploïde $8x = 64$ (p. 600) ; 5° Cytotypes déca-, dodéca-, tétradécaploïdes $10x = 80$, $12x = 96$, $14x = 112$ (p. 601).	
B. — CORRÉLATIONS ENTRE POLYPLOÏDIE, PHYTOGÉOGRAPHIE ET BIOCLIMATS...	602
1° Catalogne : transition entre diploïdes et hexaploïdes (p. 602) ; 2° Maroc : transition entre tétraploïdes et hexaploïdes (p. 606) ; 3° Tunisie : transition entre hexaploïdes d'une part, diploïdes et octoploïdes de l'autre (p. 610) ; 4° Corse, Sicile, Sardaigne (p. 613) ; 5° Côte Méditerranéenne franco-italienne (p. 615).	
C. — FACTEURS HISTORIQUES ET ÂGE DU COMPLEXE.....	616
1° Rapports entre les aires des cytotypes et la configuration des continents pléistocènes (p. 617) ; 2° Facteurs paléoclimatologiques : Glaciations (p. 617) ; 3° Origine de la répartition actuelle (p. 618).	
D. — CONCLUSIONS	619
E. — DISCUSSION	620
1° Le complexe <i>Mercurialis annua</i> L. et la méthode des spectres de polyplœidie (p. 620) ; 2° Polyplœidie et aptitude à la colonisation (p. 620) ; 3° Polyplœidie et plasticité écologique (p. 622) ; 4° Position relative des diploïdes et des polyplœidies (p. 622) ; 5° Compétition entre polyplœidies et diploïdes (p. 622).	

Chapitre III. — Caractères généraux du cytotype diploïde.....	625
I. — <i>Caractères sexuels et inflorescentiels</i>	626
1° Inflorescence femelle	626
2° Inflorescence mâle	626
3° Homologies et différences entre ces deux types d'inflorescences.	629
4° Cas anormaux	629
A. — Organisation inflorescentielle (p. 630) ; B. — Fréquence des intersexués dans les populations (p. 632) ; C. — Origine des intersexués (p. 635).	
II. — <i>Caractères morphologiques de l'appareil végétatif</i>	637
1° La feuille (p. 637) ; 2° Le carpelle (p. 638) ; 3° Taille et ramification (p. 638).	
III. — <i>Analyse des populations naturelles diploïdes</i>	639
1° Biotopes anthropogènes (p. 642) ; 2° Diploïdes anthropogènes-saxicoles (p. 645) ; 3° Diploïdes nettement saxicoles (p. 648).	
IV. — <i>Signification du polymorphisme dans le groupe diploïde</i>	650
1° Base génotypique du polymorphisme	650
2° Systématique des diploïdes	652
A. — Hybrides fertiles <i>Mercurialis annua</i> s. str. (p. 653) ;	
B. — Hybrides stériles <i>Mercurialis Huetii</i> Hanry et Müller (p. 659).	
V. — <i>Conclusions</i>	670
 Chapitre IV. — Caractères généraux des polyploïdes	 671
I. — <i>Caractères sexuels et inflorescentiels</i>	671
1° Cas général	671
1° Inflorescence monoïque construite sur le type mâle (p. 672) ;	
2° Inflorescence monoïque construite sur le type femelle (p. 673) ;	
3° Inflorescence monoïque intermédiaire (p. 674).	
2° Aberrations de l'inflorescence monoïque	674
1° Variations conduisant à la féminisation (p. 674) ; 2° Variations conduisant à la masculinisation (p. 676).	
3° Distribution géographique et signification du polymorphisme sexuel chez les différents polyploïdes	678
A. — Caractères sexuels des populations hexaploïdes (p. 678) ;	
B. — Caractères sexuels des tétraploïdes, octoploïdes, décaploïdes, dodécaploïdes et tétradécaploïdes (p. 693).	
II. — <i>Caractères morphologiques des polyploïdes</i>	697
1° Caractères morphologiques du tétraploïde	697
1° Description (p. 697) ; 2° Distribution dans les populations naturelles (p. 698).	
2° Caractères morphologiques de l'hexaploïde	700
1° Description (p. 700) ; 2° Distribution dans les populations naturelles (p. 700).	
3° Caractères morphologiques de l'octoploïde	703
4° Caractères morphologiques des polyploïdes d'ordre élevé	704
5° Conclusions	704

Chapitre V. — Origine des polyploïdes	706
A. — RAPPORTS PHYLÉTIQUES ENTRE LES CYTOTYPES	706
I. — Caractères des individus F_1	707
1° Stérilité	707
2° Homologie des chromosomes des hybrides F_1	707
a) Croisements entre niveaux de ploïdie compris entre $2x$ et $8x$ (p. 707) ; b) Croisements entre niveaux de ploïdie compris entre $6x$ et $12x$ (p. 710).	
3° Caractères sexuels des hybrides.....	711
II. — Induction expérimentale de la monœcie	711
1° Synthèse de l'hexaploïde	712
2° Synthèse d'allotétraploïdes à partir de $M. annua \times M. huetii$..	712
3° Formation d'autotétraploïdes	713
a) Etude de la F_1 (p. 713) ; b) Etude de la F_2 (p. 713) ; c) Etude de la F_3 (p. 716).	
4° Origine de l'hexaploïde	717
5° Conclusions : Remarques sur le déterminisme du sexe et l'origine des polyploïdes	719
a) Déterminisme du sexe (p. 719) ; b) Origine des polyploïdes (p. 721).	
Chapitre VI. — Résumé et conclusions générales	724
1° Caryologie, types biologiques, distribution géographique.....	724
2° Polymorphisme des espèces observées ; sa signification biologique et systématique	726
3° Origine des polyploïdes.....	729
4° Conclusions générales	730
BIBLIOGRAPHIE	733

A MES PARENTS, A MES MAÎTRES

AVEC L'HOMMAGE DE MA VIVE GRATITUDE
ET DE MON PROFOND ATTACHEMENT.

Les recherches dont nous allons exposer les résultats constituent un essai de systématique expérimentale. Nous avons tenté de mettre en évidence les rapports entre les différentes unités élémentaires que nous avons découvertes chez les Mercuriales annuelles. Pour résoudre ces problèmes, nous avons fait appel à toutes les disciplines susceptibles de nous conduire à une meilleure compréhension de ces unités : caryologie, morphologie, expérimentation, etc.

Cependant, avant d'aborder l'exposé de nos recherches, c'est pour nous, un très agréable devoir, d'exprimer toute notre reconnaissance à toutes les personnes, Professeurs ou amis, qui de près ou de loin, nous ont aidé ou se sont intéressées à notre travail.

C'est, tout d'abord, à M. le Professeur EMBERGER, Correspondant de l'Institut, que nous tenons à exprimer cette reconnaissance. C'est sous sa direction que nous avons effectué les recherches exposées ici. Tout au long de celles-ci, il n'a jamais cessé de nous faire profiter de ses conseils bienveillants et éclairés. Nous le remercions bien vivement aussi, pour avoir su, durant nos années de licence, nous donner l'amour des recherches botaniques. Nous savons la lourde dette de gratitude que nous avons contractée envers lui.

Notre dette de reconnaissance envers M. NOZERAN, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, centre d'Orsay, est aussi bien grande. C'est sous sa direction que nous avons préparé un diplôme d'Etudes Supérieures qui fut le point de départ du présent travail. Nous lui devons nos connaissances en morphologie comparée, qui nous furent particulièrement utiles par la suite. Nous le remercions aussi pour la formation que nous avons reçue de lui au cours de nos études, et pour ses conseils avisés durant nos recherches.

Nous sommes tout particulièrement reconnaissant à M. GUINOCHET, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, centre d'Orsay. Nous le remercions vivement, d'avoir bien voulu nous faire profiter de sa haute compétence en biosystématique et d'avoir accepté la tâche ingrate de relire notre manuscrit. Ses conseils avisés nous ont été très précieux. Nous n'oublierons pas, non plus, la lourde dette de reconnaissance que nous lui devons.

Nous voulons exprimer aussi toute notre gratitude à M. RIZET, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, centre d'Orsay, pour les

A MES PARENTS, A MES MAITRES

AVEC L'HOMMAGE DE MA VIVE GRATITUDE
ET DE MON PROFOND ATTACHEMENT.

Les recherches dont nous allons exposer les résultats constituent un essai de systématique expérimentale. Nous avons tenté de mettre en évidence les rapports entre les différentes unités élémentaires que nous avons découvertes chez les Mercuriales annuelles. Pour résoudre ces problèmes, nous avons fait appel à toutes les disciplines susceptibles de nous conduire à une meilleure compréhension de ces unités : caryologie, morphologie, expérimentation, etc.

Cependant, avant d'aborder l'exposé de nos recherches, c'est pour nous, un très agréable devoir, d'exprimer toute notre reconnaissance à toutes les personnes, Professeurs ou amis, qui de près ou de loin, nous ont aidé ou se sont intéressées à notre travail.

C'est, tout d'abord, à M. le Professeur EMBERGER, Correspondant de l'Institut, que nous tenons à exprimer cette reconnaissance. C'est sous sa direction que nous avons effectué les recherches exposées ici. Tout au long de celles-ci, il n'a jamais cessé de nous faire profiter de ses conseils bienveillants et éclairés. Nous le remercions bien vivement aussi, pour avoir su, durant nos années de licence, nous donner l'amour des recherches botaniques. Nous savons la lourde dette de gratitude que nous avons contractée envers lui.

Notre dette de reconnaissance envers M. NOZERAN, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, centre d'Orsay, est aussi bien grande. C'est sous sa direction que nous avons préparé un diplôme d'Etudes Supérieures qui fut le point de départ du présent travail. Nous lui devons nos connaissances en morphologie comparée, qui nous furent particulièrement utiles par la suite. Nous le remercions aussi pour la formation que nous avons reçue de lui au cours de nos études, et pour ses conseils avisés durant nos recherches.

Nous sommes tout particulièrement reconnaissant à M. GUINOCHET, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, centre d'Orsay. Nous le remercions vivement, d'avoir bien voulu nous faire profiter de sa haute compétence en biosystématique et d'avoir accepté la tâche ingrate de relire notre manuscrit. Ses conseils avisés nous ont été très précieux. Nous n'oublierons pas, non plus, la lourde dette de reconnaissance que nous lui devons.

Nous voulons exprimer aussi toute notre gratitude à M. RIZET, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, centre d'Orsay, pour les

encouragements que nous avons reçus de lui tout au long de notre travail. Ses conseils nous ont été d'un très grand secours pour l'orientation de nos recherches.

Nos profonds remerciements vont aussi à M. SAUVAGE, Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier, qui nous a fort obligeamment accueilli au Maroc et nous a ouvert les portes de l'Institut Scientifique Chérifien. Sans sa précieuse connaissance du pays, nos recherches au Maroc n'auraient pu être aussi fructueuses.

Nous tenons à témoigner notre reconnaissance à M. SEGUELA, Directeur à la Recherche Agronomique, qui nous a aidé et hébergé dans son laboratoire lors de notre séjour en Tunisie.

Nous remercions M. le Professeur CHIARUGI (†), ainsi que le Docteur FABBRI, qui ont mis à notre disposition l'herbier de Florence, ce qui a grandement facilité nos prospections en Italie.

Nous voulons aussi remercier toutes les personnes qui nous ont fait parvenir du matériel pour nos recherches : MM. les Professeurs NÈGRE et BONNET; GOUNOT, Chargé de Recherches; IONESCO, LE HOUÉROU, MONNIER; mention toute spéciale doit être faite de M. BRAUN-BLANQUET, Directeur de la S. I. G. M. A., qui nous a apporté toute son aide, lors de notre séjour en Espagne, en nous introduisant auprès des autorités scientifiques de ce pays.

Nous remercions enfin toutes les personnes qui, à des titres divers, nous ont obligé durant ce travail et, en particulier : MM. BONNET, BERTRAND, LÜCK, MONNIER, PONS et ROUX. Nous remercions plus spécialement M. GORENFLOT, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences d'Orsay, qui a bien voulu accepter la tâche de relire notre manuscrit avant sa publication.

Nous exprimons aussi notre vive gratitude à M. le Professeur HARANT, Directeur du Jardin des Plantes de Montpellier, et M. DELANGE, Chef de cultures, qui ont mis à notre disposition leurs serres.

Nos remerciements les plus vifs vont aussi à M. MARICHAL, Ingénieur agronome, qui a mis à notre disposition son propre jardin; sans cet accueil, nous n'aurions pu mener à bien les recherches expérimentales.

Nous tenons enfin à remercier M. CREMADES, Technicien à l'Ecole d'Agriculture, qui a assuré avec beaucoup de compétence l'entretien de nos cultures, même lors de nos prospections à l'étranger.

Nous tenons à redire à ces deux dernières personnes combien nous leur sommes redevable pour leur concours précieux.

Notre vive gratitude va enfin à M^{me} ROUSSINE : son aide inlassable au cours des recherches bibliographiques nous a été d'un grand secours.

Enfin, grâce à MM. L. EMBERGER et R. HEIM, Directeurs des *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, ce mémoire a pu paraître dans la revue qu'ils dirigent. C'est un grand honneur, et je les remercie profondément de me l'avoir accordé.

INTRODUCTION

Le genre *Mercurialis* (Euphorbiacée) comprend sept espèces dont six vivaces (*M. perennis* L., *tomentosa* L., *corsica* Coss., *Reverchonii* Rouy, *elliptica* Lamarck, *leiocarpa* Sieb. et Zucc.) et une annuelle, *M. annua* L., plante dédiée, dans l'antiquité, à Mercure et connue depuis cette époque pour ses propriétés pharmaceutiques.

Toutes ces espèces sont circum-méditerranéennes, en particulier l'annuelle qui est abondante sur tout le pourtour de la Méditerranée. Elle existe actuellement en des points très éloignés du bassin méditerranéen, en Amérique du Nord, aux Bermudes, au Japon. Il est vraisemblable que son origine soit méditerranéenne et, comme cette espèce est surtout anthropogène, il est logique de penser que sa présence dans d'autres continents que l'Europe ou l'Afrique du Nord, est le résultat d'une introduction par l'homme (en particulier transport des récoltes).

Depuis le début du développement des Sciences naturelles, l'espèce annuelle *M. annua* a été l'objet de nombreuses études, car la variabilité extrême de l'appareil végétatif, autant que celle de l'appareil reproducteur, ont attiré l'attention de la plupart des Botanistes. Plusieurs problèmes ont été soulevés et périodiquement repensés en fonction de l'évolution des Sciences.

Dès 1719, MARCHANT observe chez la Mercuriale annuelle, une forme aberrante laciniée, vraisemblablement un mutant qui ne s'est pas maintenu. Par la suite, la majorité des Botanistes se sont efforcés, la plupart du temps par l'inventaire des caractères morphologiques ou sexuels, de définir les entités systématiques de ce groupe.

Si l'opinion est unanime pour reconnaître l'existence de plusieurs divisions systématiques parmi ces Mercuriales, le désaccord est général sur l'importance qu'il convient d'attribuer aux caractères morphologiques ou sexuels et sur la valeur d'espèce, sous-espèce, variété, race ou forme, à donner à tel ou tel individu.

Aussi les classifications sont-elles nombreuses et quelquefois contradictoires. D'autres études ont eu pour objet la description ou l'analyse des structures florales ou inflorescentielles rencontrées chez ces végétaux par les méthodes de la morphologie comparée ou par celles de l'ontogénie.

Enfin, plus récemment, avec le développement des Sciences biologiques, et en particulier de la génétique, des études expérimentales ont été entreprises sur cette espèce, afin d'en connaître le déterminisme du sexe.

Etudes morphologiques.

La variabilité de plan floral et inflorescentiel avait frappé les premiers morphologistes. BAILLON (1858, 1893), PAYER (1957) et EICHLER (1875, 1878) ont étudié les caractères morphologiques, inflorescentiels et floraux; ces auteurs se sont interrogés sur l'organisation des fleurs mâles et femelles, sur la structure de l'androcée ou du gynécée ainsi que sur la valeur des nectaires. Leur analyse s'appuie aussi bien sur la morphologie des rares fleurs hermaphrodites qu'ils ont pu rencontrer, que sur leur ontogénie. Plus récemment, NOZERAN (1955) a décrit, en se fondant sur des considérations phylogénétiques, une inflorescence, proche du cyathium des Euphorbes, mais plus archaïque, à laquelle il a donné le nom de *paracyathium*. Nous y reviendrons ultérieurement.

Systématique.

Parallèlement, au fur et à mesure que se développaient les études systématiques sur des bases linnéennes, les auteurs n'ont cessé de s'interroger sur l'importance systématique des variations morphologiques ou sexuelles et ont proposé diverses subdivisions du groupe *M. annua*.

Parmi ces études, se dessinent deux tendances principales : d'une part, celles qui accordent aux caractères sexuels (diœcie, monœcie) une place systématique importante; d'autre part, celles qui ne reconnaissent aucune valeur systématique à ces caractères.

Parmi les premiers, LINNÉ (1763) établit une distinction entre les sippes dioïques et monoïques, en attribuant à chacune d'elles la valeur d'espèce : *M. annua* L. pour les dioïques; *M. ambigua* L. pour les monoïques.

Dans les études systématiques qui ont suivi, la nomenclature linnéenne n'a été que rarement conservée. HARTMANN désigne les sippes monoïques sous le terme *M. Ladanum* Hart. (in ANDERSON; *Botanis. Not.*, 1849, 67).

Après LINNÉ, la plupart des auteurs qui ont conservé aux caractères sexuels une valeur systématique ne leur ont attribué qu'une position secondaire et n'ont distingué, pour les monoïques et les dioïques, que des sous-espèces, des variétés ou des sous-variétés de l'espèce linnéenne *M. annua* L. On a ainsi :

M. annua L. var. *ambigua* Duby (*Bot. Gall.*, 1828, 2^e éd. I, 417);

M. annua L. var. *dioica* Moris (*Fl. Sard.*, III, 1859, 478);

M. annua L. var. *monoica* Moris (*Fl. Sard.*, III, 1859, 478);

M. annua L. var. *genuina* lus. *ambigua* Müller Arg. (in DC.; *Prod.* XV, 2, 1866);

M. annua L. ssp. *ambigua* Maire (*Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc*, VII, 178, 1924).

Telles sont les principales dénominations sous lesquelles ont été désignées diverses sippes monoïques et dioïques.

D'autres auteurs n'ont attribué aux caractères sexuels aucune valeur systématique et ont fondé leur analyse sur les caractères morphologiques de l'appareil végétatif. L'accord est à peu près unanime sur le choix des caractères dont la variation est perceptible. Ce sont les suivants : ciliature foliaire ou carpellaire, forme du limbe et de la serrature foliaire, nombre des dents marginales, caractères de la capsule, enfin, couleur de la tige et des feuilles. Mais une importance différente a été attribuée à chacun d'eux : aussi les Mercuriales annuelles ont-elles été décrites sous de nombreuses appellations suivant les auteurs.

La plupart du temps, les subdivisions établies sont infraspécifiques, l'espèce linnéenne étant conservée, sauf dans de très rares cas :

M. ciliata Presl. (Del. Prag., 56, 1822) = *M. annua* L.;

M. Huetii Henry (in SCHULTZ; *Billotia*, 21, 1862) désignant une mercuriale annuelle naine et glabre;

M. pinnatifida Sennen (*Bol. Soc. Arag. Cien. nat.*, VIII, 146, 1909), plante à feuilles plus profondément dentées.

Plus généralement, les subdivisions établies désignent des *variétés* ou des *formes* et, suivant l'importance accordée à la morphologie des feuilles, à la couleur d'une part, à la ciliature ou la serrature de l'autre, diverses *formes*, *variétés* ou *sous-espèces* ont pu être distinguées.

Subdivisions basées sur la forme du limbe foliaire :

M. annua L. var. *angustifolia* Gaud. (Fl. Helv., VI, 296, 1830);

M. annua L. var. *capillacea* Guepin (Fl. Maine-et-Loire, 3^e éd., 401, 1845), désignant un mutant à feuilles linéaires;

M. annua L. var. *laciniata* Müller Arg. (D. C.; *Prod.*, XV, 2, 797, 1866), désignant un mutant à feuilles disséquées laciniées;

M. annua L. fa. *cordata* Wirtg. (in *Flora*, XXXIII, 82, 1850);

M. annua L. fa. *ovata* Wirtg. (in *Flora*, XXXIII, 82, 1850);

M. annua L. fa. *lanceolata* Wirtg. (in *Flora*, XXXIII, 82, 1850);

M. annua L. fa. *cuneato-lanceolata* Wirtg. (in *Flora*, XXXIII, 82, 1850).

Subdivisions fondées sur les caractères de la ciliature foliaire et de la dentelure marginale du limbe foliaire :

M. annua L. var. *genuina* Müller Arg. (in DC.; *Prod.*, IV, 2, 797, 1866);

M. annua L. var. *transsylvanica* Schur. (Enum. pl. Transs., 600, 1866);

M. annua L. var. *typica* Fiori (Fiori et PAOLETTI; Fl. Ital. Illus., II, 291, 1901);

M. annua L. fa. *ciliata* Pax (Engler, *Pflanzenreich*, IV, 147, VII, 1914);

M. annua L. var. *genuina* Müller subvar. *eu-annua* R. Lit. (BRIQUET et DE LITARDIÈRE; *Prod. Fl. Corse*, II, 2, 66, 1935), désignant des sippes dont la ciliature importante a été prise comme critère de référence principal.

Des variétés glabres ou naines généralement saxicoles ont été appelées :

M. annua L. var. *Huetii* Müller Arg. (in DC.; *Prod.*, XV, 2, 798, 1866);

M. annua L. ssp. *Huetii* Lange (WILLKOMM et LANGE; *Prod. Fl. hisp.*, III, 509, 1877);

M. annua L. fa. *Huetii* Pax (Engler; *Pflanzenreich*, IV, 147, VII, 275, 1914).

D'autres subdivisions, enfin, sont basées sur la dentelure foliaire :

M. annua L. var. *genuina* Müller subvar. *serrata* R. Lit. (BRIQUET et DE LITARDIÈRE, Prod. Fl. Corse, II, 2, 1935);

ou sur l'allongement des pédoncules floraux femelles :

M. annua L. var. *Camberiensis* Chabert (Bull. Soc. Bot. Fr., XXXVIII, 300, 1881),

enfin, sur la couleur des feuilles (feuilles maculées de blanc) :

M. annua L. var. *variegata* Löhr (Bot. Ztg., 2, Abt. 62, 1910).

Comme on le voit, depuis le développement de la systématique linnéenne, le groupe des Mercuriales annuelles a été l'objet de nombreuses études, remaniements et révisions périodiques, dont l'ensemble traduit une complexité profonde du problème due à une inconstance présumée des caractères invoqués pour les déterminations. Aussi, d'autres auteurs ont-ils rejeté toutes les dénominations précédentes et considéré qu'il s'agit d'une seule et même espèce polygame (REYNIER, 1922).

Recherches biologiques.

Après la découverte des phénomènes de fécondation, de division cellulaire et avec le développement de la physiologie et de la génétique, d'autres auteurs ont cherché les corrélations pouvant exister entre certains mécanismes biologiques et la variabilité des caractères, plutôt que de codifier ces derniers pour établir la systématique du groupe. *Mercurialis annua* L. a, de ce fait, été l'objet d'un intérêt constant, et de nombreuses recherches ont été réalisées pour étayer ou infirmer diverses théories sur le déterminisme du sexe chez les végétaux.

Certains travaux se donnent pour but l'étude de la variabilité des caractères sexuels sur un individu, afin de prouver que le sexe n'est pas fixé chez les végétaux supérieurs et peut être altéré par divers agents; les autres, au contraire, fondés sur l'expérimentation et la réalisation de divers croisements, ont pour ambition la démonstration de la théorie syngamique de la détermination du sexe.

Les premières observations sur les transformations des caractères sexuels sont réalisées sur les Mercuriales annuelles par MOLLIARD (1898). Celui-ci observe différents stades de transformation des étamines en carpelles stériles chez les fleurs hermaphrodites. Poursuivant des travaux similaires chez le chanvre, étayés de recherches expérimentales, MOLLIARD pense que certaines conditions anormales peuvent modifier le sexe des végétaux.

En vue d'étudier les facteurs conditionnant le sexe, les auteurs

accumulent des observations sur la variabilité et l'inconstance des caractères sexuels, afin de montrer sa dépendance à l'égard des conditions extérieures, ou bien réalisent des expériences pour obtenir sa transformation expérimentale.

Déjà, VOECHTING (1898) tente sans succès des greffes réciproques entre individus de sexe opposé. Plus tard, STRASBURGER (1920) a repris cette expérience, mais il n'obtient pas davantage de résultats positifs. Ce n'est qu'en 1930 que YAMPOLSKY réussit pleinement des greffes qui ne provoquent aucune modification du greffon par le porte-greffe et inversement.

BLARINGHEM (1922) observe de façon précise l'intersexualité chez *M. annua* L. et signale, pour la première fois, l'évolution des femelles âgées en individus monoïques. Il établit des corrélations, d'une part, entre l'allongement des pédoncules et l'apparition des fleurs mâles, d'autre part entre la proportion des fleurs hermaphrodites et des carpelles tri- ou multiloculaires.

NICOLAS (1919, 1923) et BUROLLET (1923) remarquent, pour la première fois, une fréquence plus élevée des monoïques en fonction de la localisation géographique et de l'écologie. NICOLAS (1923) émet l'hypothèse selon laquelle la monœcie serait conditionnée par des facteurs physiologiques et, surtout, par une augmentation de la pression osmotique, résultant de l'accroissement de l'activité photosynthétique sous l'effet de la luminosité méditerranéenne.

Toutes ces expériences et observations avaient pour ambition de montrer que la réalisation du sexe chez les végétaux n'obéit pas aux mêmes lois que chez les animaux : en effet, à cette époque, plusieurs théories s'affrontaient, et le mécanisme de la détermination du sexe dès la fécondation n'était pas universellement reconnu, surtout chez les Botanistes, étant donné la diversité des phénotypes sexuels rencontrés chez les végétaux.

D'autres séries de recherches ont justement pour but la vérification de l'égalité numérique des sexes et des bases héréditaires de la sexualité.

Pour la première fois, en 1883, HEYER observe expérimentalement l'égalité des sexes chez *M. annua* L., à condition d'opérer sur un effectif important (21 000 graines).

Peu après, la formation des graines sur les femelles isolées (KRUGER, 1909) laisse croire à un développement apomictique; cette théorie est, par la suite, combattue par BITTER (1909) et STRASBURGER (*loc. cit.*) qui remarquent alors, sur les pieds femelles, la présence de fleurs mâles isolées en nombre suffisant, toutefois, pour permettre l'autofécondation. Ces auteurs comparent la proportion des sexes dans la descendance de ces « femelles » autofécondées ou normalement pollinisées par des mâles.

Ces expériences sont reprises un peu plus tard par GILLOT (1924) qui distingue deux types de monœcie, l'une proche de l'état mâle, l'autre proche de l'état femelle. GILLOT étudie la descendance de

chaque type de monœcie et conclut à son déterminisme génétique; il pense également que la disproportion souvent observée entre mâles et femelles n'est que la conséquence d'une germination aléatoire des graines, puisque 21 000 graines avaient été nécessaires à HEYER pour montrer l'égalité numérique des sexes. Les fondements génétiques du sexe paraissent alors admis.

Parallèlement, SOUVILLE (1922) décrit un dimorphisme sexuel chez les dioïques, dimorphisme affectant la ramification : plus développée et à 90° chez la femelle, plus faible et à 45° chez le mâle; la couleur : claire du mâle, sombre de la femelle. BOUILLENNE (1930) indique un dimorphisme sexuel à la fois morphologique (couleur et ramification) et surtout physiologique, le métabolisme respiratoire des mâles étant plus élevé que celui des femelles; les pieds mâles contiennent aussi plus de sucre que les femelles.

YAMPOLSKY (1916, 1919, 1920, 1925, 1930, 1933, 1934) montre, par l'accumulation d'un très grand nombre d'observations, que chez les Mercuriales annuelles, les variations de la sexualité sont continues et qu'il existe tous les intermédiaires entre les types mâle et femelle. Cet auteur, sans admettre pour autant que le déterminisme du sexe est sous l'influence directe des facteurs extérieurs, pense que chez les végétaux, s'il est génétiquement contrôlé, ce n'est pas par les chromosomes. Il conteste l'individualité de ceux-ci et propose une théorie selon laquelle le sexe chez *M. annua* L. serait conditionné par des facteurs cytoplasmiques.

Avec les progrès de la génétique, l'étude du déterminisme du sexe est envisagée sur d'autres bases :

NEGODI (1937) reprend à nouveau les expériences de BITTER, STRASBURGER et GILLOT, consistant à autoféconder des intersexués femelles; il obtient des résultats comparables, mais numériquement différents, ce qui suggère que le déterminisme du sexe chez cette espèce serait sous la dépendance de nombreux facteurs.

GABE (1939), enfin, réalise une troisième fois ces mêmes expériences en utilisant un effectif numériquement assez élevé; il prouve la ségrégation des sexes suivant des proportions égales et pense établir l'homogamétie de la femelle et l'hétérogamétie du mâle.

PORTÈRES (1956) montre, par l'étude de deux populations géographiquement distantes, l'égalité numérique des sexes chez les dioïques dans les biotopes naturels.

Entre temps, d'autres recherches ont eu pour but de connaître l'influence que pourraient exercer certains facteurs sur l'altération de la sexualité chez les *Mercurialis*. KUHN (1941) tente d'obtenir des modifications de sexualité par action d'hormones sexuelles d'origine animale. BASARMAN (1947) établit un dimorphisme physiologique entre les sexes : la transpiration serait plus forte chez la femelle que chez le mâle, en conséquence, suivant les biotopes, cette différence physiologique pourrait modifier la proportion des sexes.

TROUPIN (1947) tente d'induire des transformations de la sexualité

par l'action de divers facteurs écologiques (photopériodisme et température) et conclut à l'indifférence de la plante en réponse à ces facteurs.

Plus récemment, THOMAS (1956), par action de la température et du photopériodisme, et HESLOP-HARRISON (1957), par action de l'oxyde de carbone, parviennent à modifier de façon significative la proportion des fleurs mâles sur les individus monoïques hexaploïdes (1).

Enfin, nous avons établi (1957) pour la première fois une corrélation étroite entre polyploïdie et sexualité; grâce à la morphologie comparée des appareils mâles, femelles et monoïques, nous avons indiqué que polyploïdie et monœcie sont interdépendantes. THOMAS (1958) reprend des idées analogues et confirme notre point de vue.

Toutes ces expériences et observations indiquent une grande variabilité des caractères sexuels chez les Mercuriales annuelles. Des contradictions sont évidentes entre ces diverses expériences : en effet, certaines observations laisseraient à penser que l'expression du sexe est labile chez *M. annua* L.; certaines expériences de génétique, comme l'autofécondation des femelles, reposent sur cette hypothèse; par contre, des expériences plus récentes montrent que cette espèce ne réagit pas comme le chanvre, par exemple, à l'effet des conditions externes anormales, ni aux traumatismes.

Conceptions actuelles et recherches personnelles.

Comme on le voit, de nombreuses contradictions apparaissent dans les principales études systématiques poursuivies jusqu'à ces derniers temps sur les Mercuriales annuelles : *Mercurialis annua* L. s. l. a, en effet, été l'objet de nombreux remaniements systématiques, si bien que, suivant les auteurs, 6 espèces, 2 sous-espèces, 6 formes, 13 variétés et 2 sous-espèces ont pu être distinguées. Pour comprendre les raisons de cette diversité d'opinions et pour situer en même temps le principal objectif de nos propres recherches, il est nécessaire de retracer d'abord les principales étapes de la systématique, puis de préciser comment nous envisagerons de reprendre le problème en liaison avec les données récentes de la biologie.

Lorsque LINNÉ a proposé la nomenclature universelle binominale, il travaillait d'après des spécimens en petit nombre provenant de territoires géographiques peu étendus; la nature de ses observations jointes à ses convictions philosophiques et théologiques sur l'origine de la vie l'avait conduit à la conception de l'immuabilité des espèces.

Ce n'est qu'avec la diffusion des idées de LAMARCK sur le transformisme que les continuateurs de l'œuvre de LINNÉ commencent à

(1) L'existence de Mercuriales annuelles hexaploïdes d'origine méditerranéenne a été signalée dans la bibliographie en 1957, à la fois en Angleterre par HESLOP-HARRISON et en France par nous-même.

étudier les variations infraspécifiques. Dans le but de s'opposer aux idées nouvelles, l'un d'entre eux, JORDAN, s'attache à démontrer expérimentalement l'invariabilité des espèces; il réalise en fait, sur *Erophila verna* L., la première analyse infraspécifique systématique et établit la nature héréditaire des différences, même les plus minimes, entre individus.

La constance des caractères, en culture, a ainsi permis d'éliminer, dans l'analyse systématique, les anomalies dues au milieu; la notion de *variété* ne peut plus s'appliquer à des modifications résultant de conditions écologiques anormales : seule la deuxième conception linnéenne de la *variété* sera désormais conservée; elle correspond aux sous-espèces et variétés des botanistes modernes.

Mais JORDAN n'admettait pas la subordination des caractères et chaque forme différente représentait, pour lui, une espèce. Aussi, les successeurs de JORDAN se sont-ils surtout attachés à subdiviser les espèces linnéennes, conduisant leurs études d'après la constance et l'hérédité des caractères analysés.

Entre temps, DARWIN indique que les espèces prennent naissance à partir des variétés locales par accumulation progressive de modifications héréditaires.

Aussi, d'autres auteurs tels DUVAL-JOUVE, PLANCHON et surtout BRIQUET ont pu critiquer les méthodes jordanienues. Ces derniers réaffirment le principe de la subordination des caractères; pour BRIQUET notamment, les unités systématiques n'ont pas d'existence réelle, car la réunion des individus en unités collectives reste subjective, quels que soient les critères proposés.

BRIQUET se montre, en outre, un précurseur lucide des conceptions de la systématique moderne; il distingue deux sortes de groupes : ceux qui sont nettement séparés par des caractères bien tranchés et ceux qui, bien moins différenciés, peuvent être reliés entre eux par des termes de passage. Enfin, pour BRIQUET, l'importance de la nature héréditaire des caractères, même les moins perceptibles, est considérable. Ainsi sont réunis les trois fondements de la systématique moderne; en effet, l'opposition entre continuité et discontinuité s'explique aisément de nos jours grâce à l'une des conceptions les plus importantes de la génétique, la population mendélienne. Il est actuellement bien établi (L'HÉRITIER et TESSIER, 1933-1937; DOBZHANSKY, 1947, etc.) que l'adaptation ne s'effectue pas au niveau de l'individu, mais sur un groupe d'individus constituant une communauté reproductible dont le génotype est collectif (GUINOCHET, 1955). C'est, chez les organismes à reproduction sexuelle, la population mendélienne. Suivant la représentation schématique de WRIGHT (1940), les populations adaptées occupent les pics (discontinuité), les populations en cours d'adaptation ou inadaptées les vallées (types intermédiaires); les barrières d'isolement accentuent ensuite la discontinuité entre populations adaptées à différents milieux. Puisque ce sont les facteurs écologiques qui modèlent en définitive le génotype collectif des popu-

lations, GUINOCHET (1955) rétablit à la suite de cette découverte le bien-fondé de la conception lamarckienne de l'évolution.

Le groupement des individus en unités collectives était auparavant purement subjectif; le concept de la population représentée, au contraire, une unité collective réelle permettant aux systématiciens de se dégager, en partie tout au moins, du raisonnement intuitif et de la subjectivité, en lui fournissant, pour la première fois, une base analytique concrète. La systématique est devenue une science expérimentale s'appuyant sur la dynamique des populations. L'évolution de ces dernières, complexe, est conditionnée par de nombreux facteurs, mutations, recombinaisons, remaniements chromosomiques, apogamie, polyploïdie, autofécondation, reproduction biparentale, sélection, mécanismes d'isolement, etc.

Aussi, le groupement des populations en unités supérieures pose-t-il un problème : les systèmes biologiques doivent être analysés avant de pouvoir être classés dans une nomenclature. Certains auteurs, quoique évolutionnistes, restent attachés à la systématique typologique; d'autres pensent que la systématique doit s'appuyer sur la résultante des mécanismes, et non sur les mécanismes eux-mêmes; d'autres encore préfèrent codifier les processus d'évolution.

La biosystématique ne dispose que d'informations encore bien fragmentaires; c'est pour apporter une contribution à ces problèmes que nous avons choisi d'étudier le groupe des Mercuriales annuelles en raison de leur variabilité.

Il importe donc de rechercher chez Mercurialis annua L. s. l. la nature du polymorphisme qu'on peut y observer, ses fondements génotypiques et l'interaction de ces derniers avec les conditions écologiques. Il est aussi nécessaire d'observer s'il n'existe pas des barrières d'isolement entre les diverses sippes, puis de définir l'orientation vers laquelle tend ce polymorphisme, c'est-à-dire de différencier les caractères les plus anciens de ceux nouvellement acquis. Une connaissance plus approfondie de la détermination du sexe permettra de mieux situer la valeur systématique des caractères sexuels, ainsi que les rapports phylétiques entre les unités élémentaires que nous aurons pu discriminer au sein de l'espèce linnéenne.

C'est de l'ensemble de ces différents caractères, morphologiques et biologiques que pourront être dégagées les bases essentielles de l'articulation systématique du groupe; d'autre part, sans se limiter seulement à la biosystématique des Mercuriales annuelles, ne serait-il pas possible, en retraçant l'histoire évolutive de ces plantes, de vérifier, compléter ou établir certaines des lois qui régissent la génèse des espèces végétales ?

Ces phénomènes sont très complexes, et un ensemble de données critiques faisant appel à des disciplines variées sont requises pour délimiter les différentes unités taxonomiques.

Aussi avons-nous fait appel à plusieurs méthodes d'analyse :

— la *morphologie comparée* : étude des caractères distinctifs de

l'appareil végétatif, des structures inflorescentielles et de la ramification;

— *la caryologie* : analyse des caryotypes;

— *la biogéographie* : étude de la distribution géographique des différents caractères dans les populations naturelles;

— *la génétique* : réalisation de croisements entre individus, étude de la descendance des populations recueillies sur le terrain, étude de la méiose chez les différents hybrides.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1° Cytologie. — Les numérations effectuées au cours des prospections sur le terrain ont été réalisées après écrasement d'anthers, sur les cellules mères des grains de pollen; le fixateur utilisé a été le Carnoy ou l'alcool acétique, le colorant étant le carmin ferrique.

Au laboratoire, dénombrements et caryogrammes ont été établis au moyen de techniques variées; nous avons employé, suivant les circonstances, aussi bien les écrasements que les coupes au microtome, soit sur les apex radiculaires, soit sur les anthers. Divers fixateurs et prétraitements ont été utilisés suivant le cas : fixation osmique (La Cour) pour l'établissement de caryogrammes; prétraitement à l'alun de fer et acide chlorhydrique pour l'étude de la méiose (pachytène). Diverses colorations ont aussi été utilisées : Feulgen en masse suivi d'écrasement, Feulgen sur coupes, violet de gentiane, orcéine acétique et colorations combinées carmin ferrique - hématoxyline acétique.

2° Croisements. — L'isolement des femelles ou des monoïques utilisées comme femelles s'est effectué sous chassis vitrés pendant toute la durée de leur développement; cette nécessité résulte du mode de floraison échelonnée durant toute la vie de la plante; les fleurs apparaissant en petit nombre à l'aisselle de chaque nouvelle feuille.

CHAPITRE PREMIER

CARYOLOGIE DES MERCURIALES ANNUELLES

Nos études caryologiques ont abouti à la reconnaissance d'un vaste complexe polyploïde formé par ces annuelles : c'est là un élément important qui explique dans une large mesure son polymorphisme. Nous avons en effet reconnu sept cytotypes de base 8 : le diploïde à $2x = 16$ et les six polyploïdes suivants : $4x = 32$, tétraploïde ; $6x = 48$, hexaploïde ; $8x = 64$, octoploïde ; $10x = 80$, décaploïde ; $12x = 96$, dodécaploïde ; $14x = 112$, tétradécaploïde (fig. 1, A, B, C, D, E, F, G).

Plaques métaphasiques somatiques. — Dans les plaques équatoriales, les chromosomes d'une même paire occupent souvent une position voisine et sont quelquefois orientés parallèlement. La taille des chromosomes varie avec les cytotypes : chez les diploïdes (fig. 1, A), parmi les huit paires, deux chromosomes (1 et 2) mesurent environ $2,5 \mu$ de longueur. Tous deux sont nettement hétérobrachiaux, quoique le chromosome 2 ait un centromère subcentral ; le chromosome 3 présente une taille sensiblement égale, mais il est beaucoup plus hétérobrachial que les deux précédents ; son centromère est subterminal ; le chromosome 4, de taille plus réduite (environ 2μ), est nettement hétérobrachial, le centromère étant placé aux deux tiers de sa longueur ; les quatre chromosomes restants (5, 6, 7 et 8) sont nettement plus réduits, de taille voisine de $1,5 \mu$ et sensiblement isobrachiaux. Ce caryogramme, identique chez les individus des deux sexes d'une population donnée, varie légèrement suivant la localisation géographique. Les différences décelables n'intéressent, au fond, que la place du centromère sur chacun des 8 chromosomes, de telle sorte que l'intervalle de variation entre le chromosome le plus long et le chromosome le plus court reste sensiblement constant.

Chez les tétraploïdes et les hexaploïdes, la taille et la morphologie des chromosomes sont analogues à celles des diploïdes : seuls les chromosomes les plus courts ont une taille encore plus réduite, inférieure à $1,5 \mu$. Chez ces polyploïdes, les paires homologues sont difficilement décelables (deux paires chez les tétraploïdes, trois paires pour l'hexaploïde) ; les chromosomes morphologiquement identiques ne paraissent pas en nombre supérieur à 2 (fig. 1, B, C).

On pourrait interpréter cette particularité soit comme la preuve d'une origine allopolyploïde, soit comme le résultat d'une évolution secondaire par « diploïdisation » (STEBBINS, 1950), c'est-à-dire comme la conséquence de remaniements chromosomiques ayant entraîné

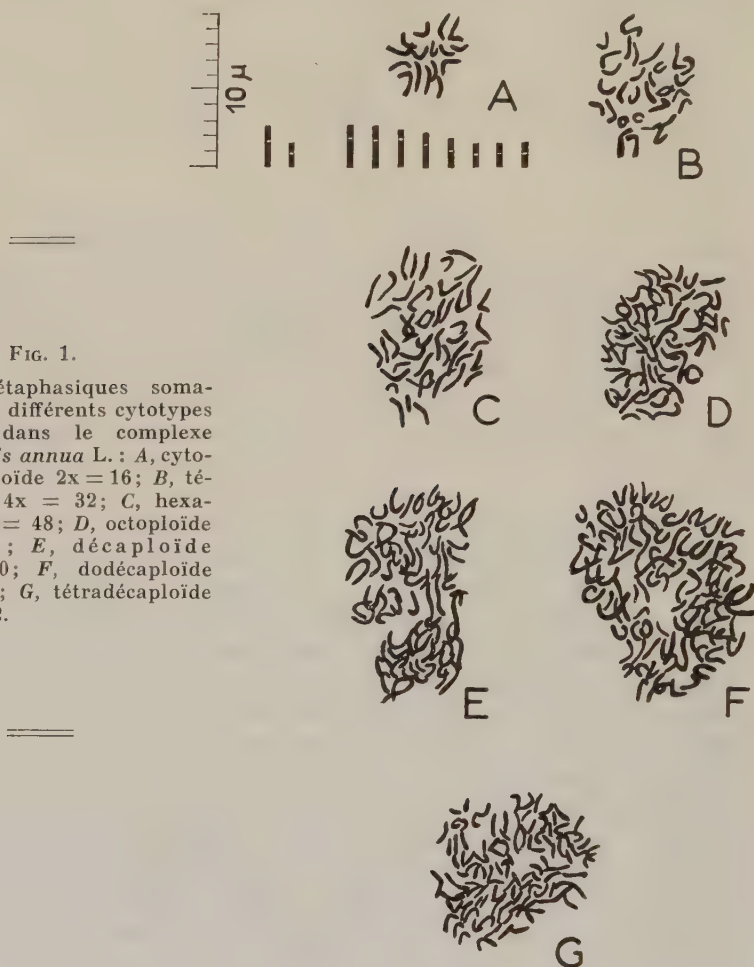


FIG. 1.

Plaques métaphasiques somatiques des différents cytotypes recensés dans le complexe *Mercurialis annua* L. : A, cytotypes diploïde $2x = 16$; B, tétraploïde $4x = 32$; C, hexaploïde $6x = 48$; D, octoploïde $8x = 64$; E, décaploïde $10x = 80$; F, dodécaploïde $12x = 96$; G, tétradécaploïde $14x = 112$.

l'individualité des paires primitivement homologues. Nous montrons, à la fin de notre exposé, ce qu'il faut en penser.

Chez la plupart des polyploïdes d'ordre élevé, octo-, déca-, dodécaploïdes, les chromosomes les plus longs ont une taille d'environ $3,5 \mu$ et ont l'aspect flexueux; les chromosomes les plus courts ont une taille inférieure à $1,5 \mu$, si bien que les différences de taille entre les chromosomes extrêmes sont plus importantes (fig. 1, D, E, F).

Chez le tétradécaploïde, les chromosomes sont, dans l'ensemble, plus courts; leur taille s'échelonne de $1,3$ à $2,8 \mu$ environ (fig. 1, G).

Chez tous ces polyploïdes, les paires homologues sont difficilement identifiables étant donné le nombre élevé des chromosomes. On peut remarquer que la taille des chromosomes, contrairement à ce que l'on observe généralement, ne diminue pas de façon sensible au fur et à mesure que s'élèvent les niveaux de ploïdie; de plus, chez les décaploïdes et dodécaploïdes cyrno-sardes, il semble que certains chromosomes soient flexueux et plus longs qu'ils ne le sont chez les diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes.

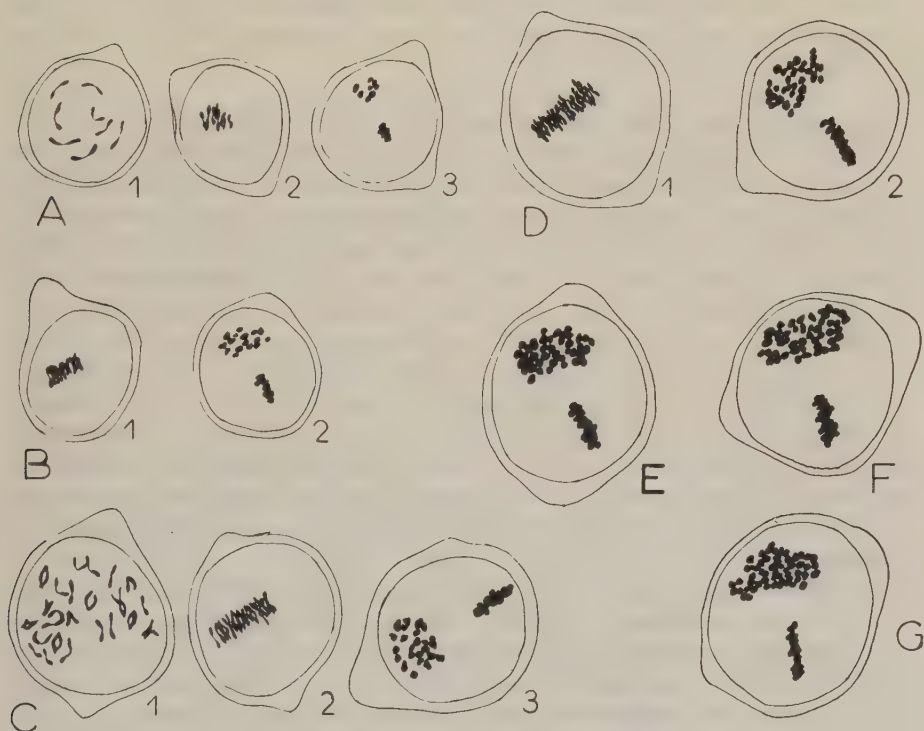


FIG. 2. — Méiose des différents cytotypes : A, diploïde $n = 8$: diacinèse (1), métaphases I (2) et II (3); B, tétraploïde $n = 16$: métaphases I (1) et II (2); C, hexaploïde $n = 24$: diacinèse (1), métaphases I (2) et II (3); D, octoploïde $n = 32$: métaphases I (1) et II (2); E, décaploïde $n = 40$: métaphase II; F, dodécaploïde $n = 48$: métaphase II; G, tétradécaploïde $n = 56$: métaphase II.

On peut donc penser que des sippes diploïdes différentes sont à l'origine des divers éléments de ce complexe. Les relations phylétiques entre les divers cytotypes seront précisées ultérieurement par des recherches expérimentales.

Méiose. — Chez les diploïdes et tous les polyploïdes, la méiose est très régulière (fig. 2). Chez les polyploïdes, quel que soit le niveau de ploïdie, il n'apparaît jamais de multivalents, ni d'univalents (fig. 2, B, C, D). Toutefois, chez certains octoploïdes tunisiens, il se forme

quelquefois un pont anaphasique; la fréquence des cellules présentant cette anomalie est très faible et n'excède pas 2 %. Ces aberrations méiotiques sont les seules que nous ayons rencontrées.

L'analyse de la méiose est possible chez les polyploïdes à partir de la diacinèse; les dénombrements peuvent être réalisés soit à ce niveau, soit à la métaphase II (fig. 2, A_3 , B_2 , C_3 , D_2 , E , F , G). Tous les chromosomes s'associent pour former des bivalents; chez les diploïdes, ces bivalents ne présentent généralement qu'un seul chiasma de terminalisation (fig. 2, A_1 , A_2), plus rarement deux. Chez tous les polyploïdes, les bivalents présentant deux chiasmata de terminalisation sont fréquents (fig. 2, C_1).

Caryologie et types biologiques. — Cette longue série de polyploïdes se rencontre dans un groupe qui ne comprend que des espèces annuelles, ce qui est inhabituel, car généralement chez les annuelles, la polyploïdie n'atteint pas des niveaux aussi élevés. En effet, MÜNTZING (1936) a montré que la polyploïdie est beaucoup plus répandue chez les plantes herbacées vivaces que chez les annuelles. GUSTAFSSON (1948) a précisé que parmi les espèces vivaces, la fréquence des polyploïdes est encore plus élevée chez celles qui sont dotées de moyens de reproduction végétative. Ces auteurs déduisent de ces faits que le caractère pérennant prend naissance par le jeu de la polyploïdie. Pour STEBBINS (1950), caractère vivace et reproduction végétative ne seraient pas des conséquences directes de la polyploïdie; la corrélation constatée s'expliquerait plutôt, par une possibilité plus grande de franchir la période de faible fertilité fréquente chez les polyploïdes néoformés.

L'ampleur de la polyploïdie dans le complexe *M. annua* L. montre qu'elle peut facilement s'établir chez les thérophytes; au contraire, chez les Mercuriales vivaces (*M. perennis* L. et *M. tomentosa* L.) que nous avons pu examiner, la polyploïdie paraît peu répandue.

Les relations phylétiques entre le type biologique pérennant et le type annuel sont certainement complexes et, dans le genre *Mercurialis*, la polyploïdie n'a pas donné naissance aux espèces vivaces, pas plus que le caractère pérennant n'a joué en faveur de l'expansion de la polyploïdie.

CHAPITRE II

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES MERCURIALES ANNUELLES

Nous avons découvert les différents éléments du complexe polyploïde *Mercurialis annua* L. s. l. dans le bassin occidental de la Méditerranée, seule région qui nous ait été accessible. L'analyse de sa distribution géographique sera l'un des premiers éléments susceptible d'apporter une information sur la signification de la polyploïdie dans l'évolution de ce groupe.

A. — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

1° *Cytotype diploïde* $2x = 16$. — L'aire du cytotype diploïde s'étend sur la majeure partie de l'Europe : Allemagne, France, Nord de l'Espagne, sur la côte atlantique entre San Sebastian et Oviedo, et, sur la côte catalane, jusqu'à Barcelone, Europe centrale, îles Britanniques, Italie, Sicile, Sardaigne et côte Est de la Corse; il atteint aussi l'Afrique du Nord, où on le trouve en Tunisie (fig. 3).

La plupart des Mercuriales diploïdes affectionnent les cultures. En Espagne et en France, elles y sont strictement cantonnées; en Italie et en Sicile, outre les cultures, elles occupent divers autres biotopes et notamment les biotopes rocheux; par contre, dans le Midi de la France, dans ces mêmes biotopes rocheux, pousse une Mercuriale spéciale, connue sous le nom de *Mercurialis Huetii* Hanry. Nous en reparlerons ultérieurement.

2° *Cytotype tétraploïde* $4x = 32$. — L'aire de ce cytotype est très réduite et limitée à une bande côtière d'environ 30 à 50 kilomètres de large, le long de la côte atlantique marocaine, de Rabat à Agadir (fig. 3). Nous n'avons rencontré ce cytotype nulle part ailleurs, dans toutes les régions prospectées. Il occupe indifféremment les biotopes rocheux, les cultures, les éboulis, les lits d'oueds, etc.

3° *Cytotype hexaploïde* $6x = 48$. — C'est le plus répandu des polyploïdes. Il s'étend sur les régions côtières de l'Espagne, le Nord excepté, couvre une très grande partie du territoire marocain, abstraction faite de l'aire réduite du tétraploïde, vraisemblablement l'Algérie

et le Sud de la Tunisie (fig. 3). Comme le tétraploïde, il croît dans des biotopes variés et, en Afrique du Nord, jusqu'en haute montagne.

4° *Cytotype octoploïde* $8x = 64$. — On ne le trouve que dans la partie centrale de la Tunisie, en Sardaigne et en Corse (fig. 3). En

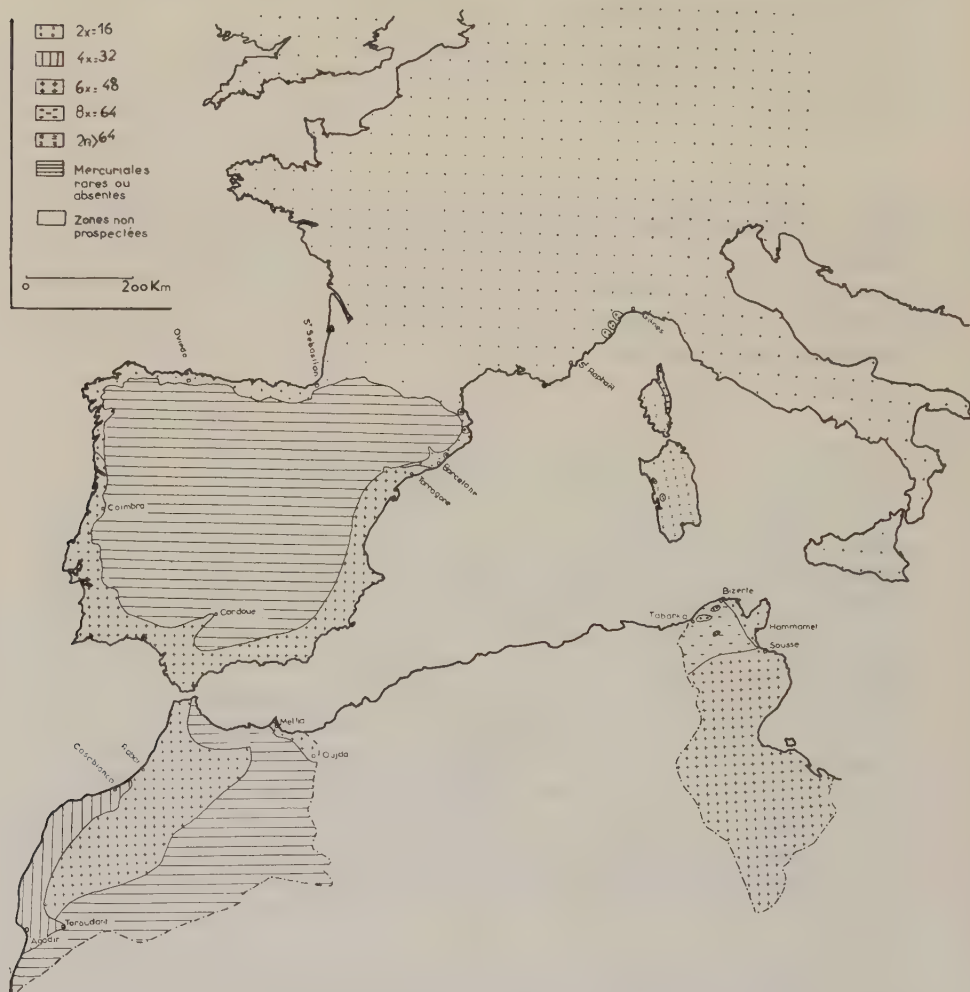


Fig. 3. — Répartition géographique du complexe polyploïde *Mercurialis annua* L. dans le bassin occidental de la Méditerranée (les zones en blanc sont celles dont nous n'avons aucun renseignement ou les zones non prospectées).

Tunisie, cet octoploïde s'accommode de biotopes divers, alors qu'en Sardaigne et en Corse, les biotopes qu'il occupe sont exclusivement rocheux. Certaines populations isolées se rencontrent également sur la côte méditerranéenne franco-italienne entre le Lavandou et Gênes, où elles ont la même écologie que les populations insulaires.

5° *Cytotypes déca-, dodéca- et tétradécaploïdes* $10x = 80$, $12x = 96$, $14x = 112$. — Ces trois cytotypes se rencontrent uniquement dans les deux îles, Corse et Sardaigne, où ils sont essentiellement saxicoles. Toutefois, on peut les rencontrer en populations isolées le long de la côte méditerranéenne franco-italienne entre Gênes et le Lavandou (fig. 3).

*
**

Si l'on considère l'aire totale des Mercuriales annuelles, on constate qu'elle s'étend de l'Europe septentrionale à l'Afrique du Nord. L'étude de la répartition géographique des cytotypes montre que les diploïdes sont localisés dans les zones tempérées froides, alors que les polyploïdes sont au Sud, dans des territoires chauds et secs, ce qui, pour une espèce boréale, ne correspond pas au gradient Nord-Sud de polyploïdie généralement admis pour l'hémisphère Nord (TISCHLER, 1935; LÖVE et LÖVE, 1943).

A côté des Mercuriales annuelles, d'autres exemples peuvent être cités qui s'opposent à la généralisation de la théorie selon laquelle la fréquence des polyploïdes croît avec la latitude; nous pouvons citer la distribution de *Campanula rotundifolia* L. ($2n = 34$; $2n = 68$) dont les variétés arctiques sont, au contraire, diploïdes (BÖCHER, 1936); de *Poa annua* L. (DE LITARDIÈRE, 1939), dont les diploïdes sont strictement méditerranéens, les polyploïdes cosmopolites; de plus, chez la sous-espèce vivace *varia* de *Poa annua* L., les polyploïdes sont cantonnés au Sud de l'aire, au Maroc, alors que les diploïdes occupent une aire plus vaste comprenant notamment l'Europe; de *Plantago cornopus* L. (GORENFLOT, 1960) dont les diploïdes et tétraploïdes sont localisés en fonction des conditions édaphiques, les tétraploïdes étant strictement méditerranéens, les diploïdes s'étendant jusqu'au Nord de l'Europe.

Mais les causes de la distribution de ces complexes n'ont pas été encore analysées; aussi, étant donné que chez *Mercurialis annua* L. il y a une concentration considérable de polyploïdes, la recherche des facteurs responsables de la répartition observée peut apporter un élément d'information sur ces problèmes.

A ce propos, nous remarquerons que dans la péninsule ibérique, les polyploïdes remontent, vers le Nord, jusqu'à Barcelone, tandis qu'en Italie, à la même latitude, c'est-à-dire entre Rome et Naples, ils ne se sont pas encore manifestés; qui plus est, bien plus au Sud, en Sicile, dans le Nord de la Tunisie, au Cap Bon, sur la côte de Bizerte et dans la région de Tunis, les diploïdes sont prépondérants. Il existe donc une ligne de partage que nous pouvons concrétiser par un axe Nord-Ouest - Sud-Est, passant par la Corse et la Sardaigne. A l'Ouest de cette ligne, les polyploïdes sont beaucoup plus répandus et s'étendent davantage vers le Nord qu'ils ne le font à l'Est, où, pratiquement, ils ne sortent pas de l'Afrique du Nord.

B. — CORRÉLATIONS ENTRE POLYPLOÏDIE,
PHYTOGÉOGRAPHIE ET BIOCLIMATS

1° Catalogne : zone de transition entre diploïdes et hexaploïdes.

L'hexaploïde couvre, d'une part, toute la péninsule ibérique, exception faite des plateaux centraux de Castille, et remonte sporadiquement le long de la côte catalane; on le rencontre même en France, à

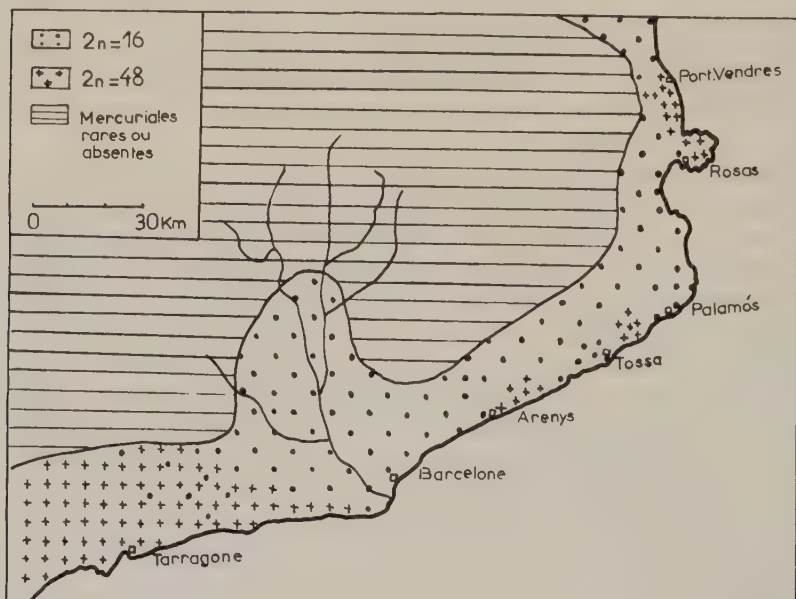


FIG. 4. — Répartition des diploïdes et des hexaploïdes dans la zone de transition de Catalogne.

Banyuls et à Port-Vendres. De la même manière, le diploïde d'Europe atteint, au Sud, la latitude de Tarragone dans quelques stations isolées. Au Sud de Tarragone, il est définitivement éliminé. Donc, du Sud vers le Nord, de Tarragone à Banyuls, la fréquence des populations d'hexaploïdes diminue progressivement et, inversement, du Nord vers le Sud, les populations de diploïdes disparaissent peu à peu.

La zone de transition où l'on rencontre hexaploïdes et diploïdes avec la même fréquence, se situe entre Tarragone et Barcelone (fig. 4). C'est entre ces deux villes que nous établirons la limite Nord de l'aire de l'hexaploïde et la limite Sud de celle du diploïde.

Au Nord de Barcelone, les populations isolées d'hexaploïdes sont de faible importance, saxicoles et exposées au Sud dans des biotopes

privilégiés plus chauds (fig. 4, Arenys, Rosas, Port-Vendres, etc.); les populations de diploïdes sont, par contre, très importantes et occupent tous les autres biotopes et surtout les cultures de l'arrière-pays.

Au Sud de Barcelone, on observe le phénomène inverse; le diploïde est en populations plus réduites que l'hexaploïde, qui couvre tous les biotopes et n'est pas uniquement cantonné sur les rochers.

En somme, lorsque ces deux cytotypes sont allopatriques, ils occupent des biotopes en majorité anthropogènes; mais, lorsqu'ils



FIG. 5. — Répartition de l'Oleo-Ceratonion et du Quercion eu-Ilicis en Espagne (d'après RIVAS-GODAY).

sont sympatriques, comme en Catalogne, ils manifestent des préférences écologiques distinctes.

Afin de connaître les principaux facteurs responsables de cette distribution, il convient de rechercher les corrélations pouvant exister entre la biogéographie de ces cytotypes et les grandes unités de végétation.

D'après RIVAS-GODAY (1960), l'Oleo-Ceratonion couvre les régions basses de la côte méditerranéenne espagnole et fait place, d'une part vers l'intérieur du pays, au Quercion rotundifoliae, d'autre part au Nord, au Quercion eu-Ilicis (fig. 5). Donc, en Espagne, l'aire de l'hexaploïde coïncide d'assez près avec l'aire de « l'alliance » à Olea et Ceratonia. Vers l'intérieur du pays, lorsque l'Oleo-Ceratonion disparaît,

le cytotype hexaploïde n'est remplacé par aucun autre, tandis qu'en Catalogne, le diploïde lui fait suite lorsque l'*Oleo-Ceratonion* fait place au *Quercion eu-Ilicis*.

De la même manière, un parallélisme étroit peut être mis en évidence entre l'aire du *Chamærops humilis* L. (FONT-QUER, 1953) et celle de l'hexaploïde (fig. 6). L'aire de l'hexaploïde suit l'aire du *Chamærops*, ce qui s'explique, si l'on tient compte de la place prépondérante qu'occupe le *Chamærops* dans l'*Oleo-Ceratonion* (BRAUN-BLANQUET, 1952).

La comparaison des aires des cytotypes de *M. annua* L. et des grandes aires de végétation du Sud de la France et de la Catalogne espagnole

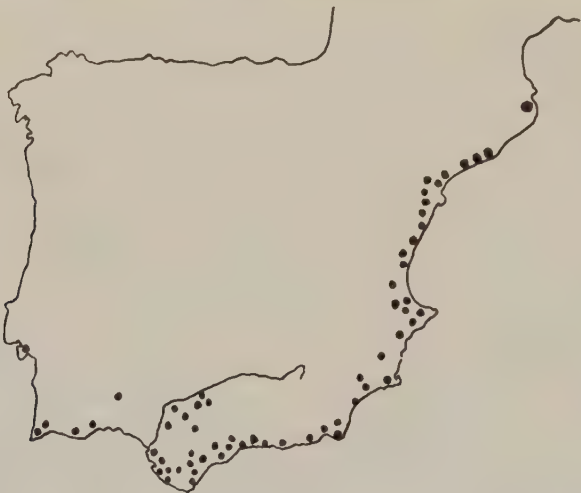


FIG. 6. — Distribution géographique du *Chamærops humilis* L. en Espagne et au Portugal (d'après FONT-QUER).

témoigne donc d'une correspondance étroite entre l'aire d'un cytotype et celle d'un groupement végétal déterminé.

Les deux « alliances » auxquelles les deux cytotypes correspondent, *Quercion eu-Ilicis* et *Oleo-Ceratonion*, couvrent les territoires où ces groupements végétaux sont très dégradés par l'activité humaine, ce qui s'accorde avec le caractère nettement anthropogène des populations de *Mercuriales* annuelles : l'action de l'homme aurait donc contribué à l'expansion de ces cytotypes.

Mais, comme l'a montré l'exposé des faits précédents, il semble que l'écologie ait aussi joué un rôle important dans leur distribution. Pour préciser ce rôle, il paraît nécessaire d'examiner dans la zone de transition, si des rapports comparables relient ces cytotypes aux groupements climaciques, car ceux-ci conservent, dans un territoire restreint, une signification écologique précise.

Deux aires climaciques retiennent notre attention : celle du *Quercetum Ilicis galloprovinciale* et celle du *Querceto-Lentiscetum* (*Oleo-*

Ceratonia). Ces deux groupements témoignent d'une certaine unité, climatique, édaphique et biologique assez bien définie (DE BOLÓS, 1954). Or, la limite de ces deux climax, située entre Barcelone et Tarragone (fig. 7), correspond étroitement à celles des aires des Mercuriales annuelles diploïdes et hexaploïdes. DE BOLÓS précise encore à propos du *Quercetum Ilicis* : « l'association est climax dans les plaines et collines littorales et pré-littorales au Nord de Barcelone ». Nous avons



FIG. 7. — Passage, entre Barcelone et Tarragone, du *Quercetum Ilicis Gallo-provinciale* du climat subhumide au *Querceto-Lentiscetum* du climat semi-aride (d'après DE BOLÓS).

déjà vu (fig. 4) que les plaines de cette région sont justement le domaine du cytotype diploïde qui suit l'association à *Quercus Ilex* L. jusqu'en Languedoc.

Le domaine climacique du *Querceto-Lentiscetum* « se rencontre déjà assez typique au Sud de Barcelone... De là vers le Sud, il représente le climax de la végétation dans les plaines littorales » (DE BOLÓS). Or, nous savons que c'est au Sud de Barcelone que les populations d'hexaploïdes deviennent de plus en plus importantes et finissent par occuper définitivement tous les biotopes littoraux, ce qui est réalisé au Sud de Tarragone.

Etant donné l'importance des climax, il est intéressant de remar-

quer la correspondance presque parfaite entre les aires du *Quercetum Ilicis* et du diploïde d'une part, et celle du *Querceto-Lentiscetum* et de l'hexaploïde de l'autre.

Or, les rapports existant entre végétation méditerranéenne et climats ont été établis par EMBERGER (1942, 1955) : le *Quercetum Ilicis* est le groupement végétal caractéristique des « étages méditerranéens subhumide et humide », quant au *Querceto-Lentiscetum*, il correspond à l'étage « méditerranéen semi-aride ».

Des faits exposés plus haut, nous pouvons retenir les conclusions suivantes :

1° Les limites des aires géographiques de chacun des deux cytotypes de *Mercuriale* découverts en Espagne se superposent à des limites bioclimatiques.

2° Les *Mercuriales* hexaploïdes occupent l'étage méditerranéen semi-aride, tandis que le diploïde ne croît que dans l'étage méditerranéen subhumide.

Comme on le voit, dans la distribution des cytotypes espagnols, il semble que l'écologie joue un rôle important. Il convient de rechercher s'il n'en est pas de même en d'autres points de l'aire de ces annuelles.

2° Maroc : transition entre tétraploïdes et hexaploïdes.

Nous avons précédemment indiqué que le tétraploïde est localisé au Maroc dans une zone littorale comprise entre Rabat et Agadir. Ce cytotype ne s'écarte pas de la côte atlantique de plus de 50 kilomètres environ. Il atteint au Nord la latitude de Rabat, au-delà de laquelle il est éliminé au profit de l'hexaploïde; parallèlement, l'hexaploïde s'étend vers le Sud le long de la côte, jusqu'à la latitude de Casablanca, au-delà de laquelle il est remplacé par le tétraploïde.

Nous avons vu qu'en Espagne, l'aire de l'hexaploïde correspond à celle des groupements thermophiles côtiers; un phénomène comparable peut être mis en évidence au Maroc pour le tétraploïde.

En effet, de nombreux documents climatologiques et phytosociologiques indiquent que la côte atlantique marocaine bénéficie de conditions écologiques différentes de celles de l'arrière-pays : « L'écart des températures extrêmes moyennes de l'année est assez généralement de l'ordre de 40 à 45° ou même 50°. Toutefois, la présence d'une masse d'eau froide sur la côte atlantique atténue sensiblement cet écart dans le Sud-Ouest côtier, à partir d'Essouira (Mogador). De même, la brise de mer, les brouillards, d'une façon générale l'humidité relative de l'air, donnent à toute la côte atlantique une douceur remarquable » (SAUVAGE, 1961). Les effets de la présence de l'Océan modifient le climat sur une assez grande étendue, car « la brise de mer qui s'établit deux à trois heures après le coucher du soleil en été,

et quatre ou cinq heures en hiver, est perceptible sur une profondeur de 50 à 75 kilomètres. Pour JURY et DEDEBANT (1925), ce vent affecte la température en diminuant les maxima de 3 à 4°, et l'état hygrométrique en augmentant l'humidité relative de 30 à 40 %. Il semble bien que les éléments les plus marquants du climat atlantique soient une atténuation des écarts thermiques et surtout une humidité relative beaucoup plus importante. « En ce qui concerne l'humidité relative, on doit avant tout distinguer le littoral atlantique de l'intérieur. Tout au long de la côte, l'humidité relative est forte en toutes saisons » (SAUVAGE, 1961).

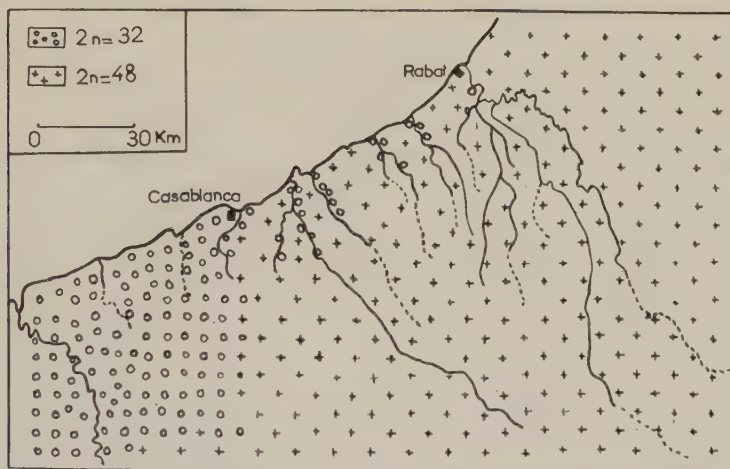


Fig. 8. — Répartition géographique du tétraploïde et de l'hexaploïde dans la zone de transition comprise entre Rabat et Casablanca.

Telles sont les principales caractéristiques climatologiques de la zone littorale où croît le tétraploïde. Sa disparition progressive vers le Nord entre Casablanca et Rabat, même en zone littorale, pose toutefois un problème.

Entre ces deux villes s'étend une zone de transition côtière, où les deux cytotypes sont sympatriques (fig. 8). Le tétraploïde constitue les populations les plus importantes, le long des pentes rocheuses des Oueds, dans les éboulis. Cependant, ce cytotype n'est pas, au Maroc, exclusivement localisé à ce biotope comme l'est l'hexaploïde en Catalogne; seule la fréquence du tétraploïde est, malgré tout, nettement plus élevée aux bords des Oueds.

Comme en Catalogne, pourrions-nous tirer des informations de l'étude des groupements végétaux côtiers ?

Entre Agadir et Casablanca, se succèdent la forêt d'*Argania spinosa* Roem. et Schult., puis la brousse à *Olea europea* L., *Pistacia Lentiscus* L. et *Chamærops humilis* L. (EMBERGER, 1939). A propos de la forêt d'Arganier, EMBERGER écrit : « l'Arganeraie semi-aride occupe

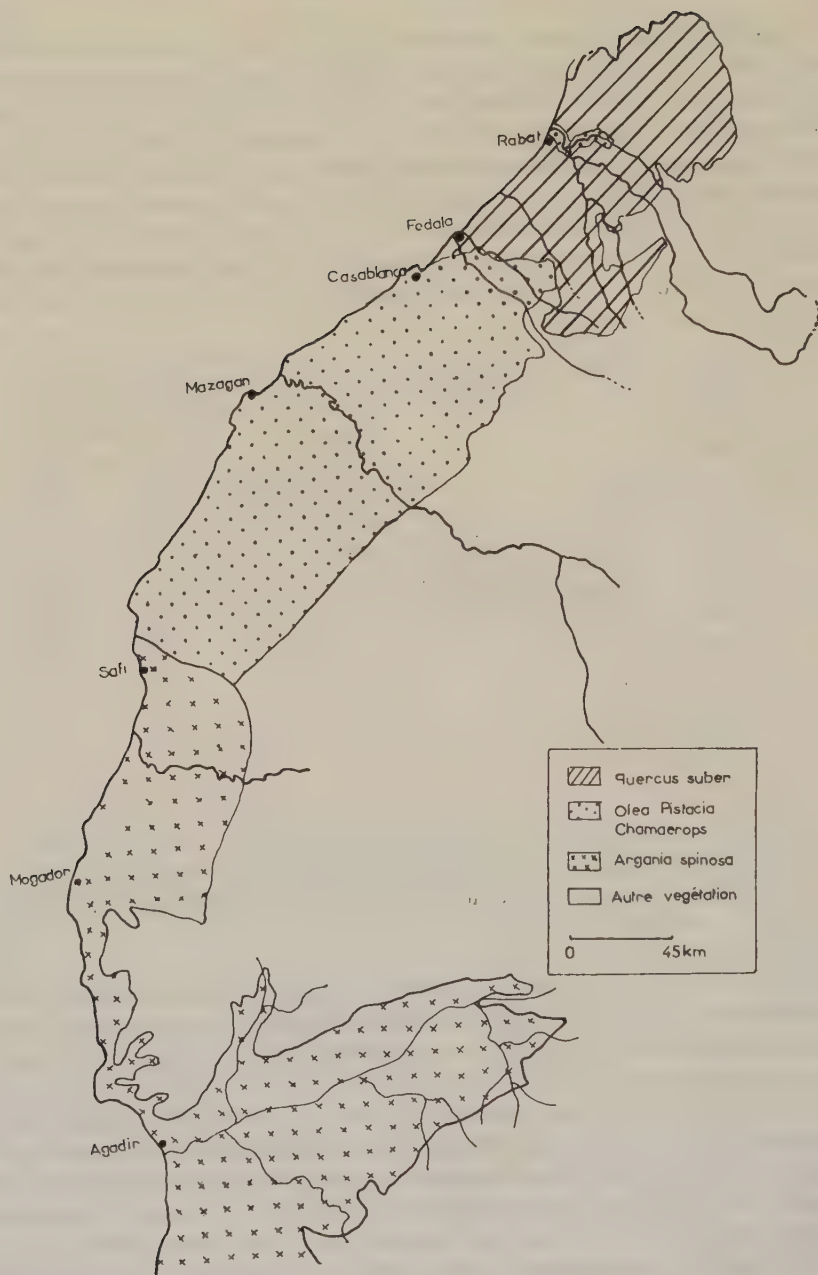


FIG. 9. — Succession des grands groupements végétaux sur le littoral Atlantique du Maroc (d'après EMBERGER). Seuls ont été représentés les groupements de la côte atlantique.

le littoral et le pays sublittoral du territoire floristique de l'Arganier, de Safi jusqu'à Agadir » (fig. 9). Ce même auteur classe la brousse à oliviers-lentisques comme caractéristique du climat méditerranéen

semi-aride océanique. L'aire de ces groupements végétaux, tous deux caractéristiques du climat méditerranéen semi-aride, se superpose à l'aire du tétraploïde.

Au Nord de Casablanca, la brousse à oliviers-lentisques fait place à la forêt de chênes-lièges qui, aux basses altitudes, se rencontre, au Maroc, presque exclusivement dans l'étage subhumide (SAUVAGE, 1961).

Avec l'apparition de la subéraie subhumide, les populations tétraploïdes diminuent progressivement de Casablanca à Rabat, en même temps qu'elles se cantonnent dans les biotopes rocheux. Au Nord de Rabat, l'hexaploïde remplace définitivement le tétraploïde.

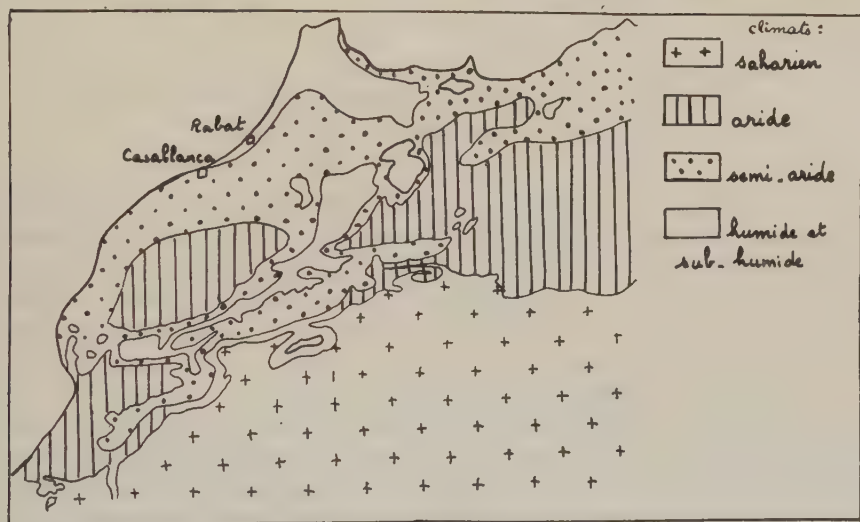


FIG. 10. — Répartition des bioclimats méditerranéens marocains. Remarquer le passage du semi-aride au subhumide entre Rabat et Casablanca (d'après EMBERGER).

Dans la zone littorale, le remplacement du tétraploïde par l'hexaploïde est concomitant d'un changement bioclimatique : le passage de l'étage semi-aride à l'étage subhumide (fig. 10). Ces corrélations établies entre certaines aires bioclimatiques et la distribution des cytotypes indiquent que l'écologie a pu contribuer, pour une large part, à la localisation géographique du tétraploïde et de l'hexaploïde.

Mais au Maroc également, les populations de *Mercuriales* annuelles sont généralement anthropogènes et, par suite, elles se rencontrent principalement dans des groupements végétaux fortement dégradés. Ce phénomène est particulièrement net pour le tétraploïde qui croît dans l'Arganeraie et la brousse à Oliviers-Lentisques, deux associations dont l'état de dégradation est extrêmement accusé. Donc, il est vraisemblable que sur toute leur aire, les *Mercuriales* annuelles ont été tributaires de l'activité humaine.

L'ensemble de ces faits est comparable aux phénomènes décrits en

Catalogne à propos du remplacement du diploïde par l'hexaploïde. En Espagne, l'hexaploïde est caractéristique des groupements thermophiles côtiers; au Maroc, le tétraploïde est caractéristique des associations semi-arides littorales océaniques, tandis que l'hexaploïde s'accommode de tous les autres bioclimats et se rencontre jusqu'en montagne.

Des corrélations apparaissent dans certaines régions de l'Espagne et du Maroc entre polyploïdie et écologie; ont-elles une portée plus générale? Pour tenter de le vérifier, nous avons poursuivi nos recherches en Tunisie et dans les îles méditerranéennes de Corse, de Sardaigne, et de Sicile.

3° Tunisie : transition entre hexaploïdes d'une part, diploïdes et octoploïdes de l'autre.

Les Mercuriales annuelles sont représentées, dans ce pays, par trois cytotypes : diploïde, hexaploïde et octoploïde. Deux grandes zones peuvent être distinguées (fig. 11) : l'une au Sud d'une ligne Sousse-Kasserine occupée par l'hexaploïde; l'autre, au Nord de cette ligne, où poussent deux autres cytotypes plus ou moins sympatriques, l'octoploïde et le diploïde.

Seule l'aire de l'hexaploïde est bien délimitée; ce cytotype est toujours allopatrique avec les deux autres. Il est absent au Nord de l'axe Sousse-Kasserine et s'étend vers le Sud, jusque dans les Matmata. Il constitue des populations très vastes de plusieurs milliers d'individus dans les régions littorales comprises entre Moknine et La Chebba; les populations sont d'importance numérique plus faible (50 à 300) dans l'intérieur du pays, où l'hexaploïde affectionne surtout les éboulis au voisinage des Oueds; il est plus rare dans les régions marneuses (Gafsa, Gabès).

L'examen de la carte des bioclimats de Tunisie (GOUNOT, 1958; LE HOUÉROU, 1959) montre que la presque totalité des territoires occupés par l'hexaploïde sont soumis au climat méditerranéen aride (fig. 12); seule une portion de son aire, au Sud de Sousse, est soumise au semi-aride inférieur dont les caractéristiques sont immédiatement voisines.

En Tunisie donc, l'hexaploïde est seulement localisé dans des territoires nettement arides; les affinités écologiques de la race tunisienne sont beaucoup plus strictes que celles de la race hispano-marocaine.

Dans la partie Nord du pays, offrant différents étages bioclimatiques échelonnés de l'étage humide à l'étage semi-aride, croissent à la fois des diploïdes et des octoploïdes; leurs aires sont sympatriques en de nombreux points, mais la fréquence et l'importance relative de leurs populations sont variables suivant leur localisation géographique.

Le diploïde couvre la totalité du Cap Bon, où il constitue des popu-



FIG. 11. — Répartition géographique des trois cytotypes, hexaploïde, diploïde et octoploïde en Tunisie.



FIG. 12. — Carte des bioclimats méditerranéens de Tunisie
(d'après GOUNOT et LE HOUEIROU).

Seuls ont été représentés les étages aride, semi-aride, subhumide et humide.

lations importantes pouvant atteindre plusieurs milliers d'individus. Il en est de même dans la région de Bizerte et de Tabarka. Le diploïde est encore assez fréquent dans les cultures et la plupart des biotopes anthropogènes des environs de Tunis. Le long de la côte, il s'étend sporadiquement vers le Sud, dans l'étage semi-aride, jusqu'à la latitude de Sousse. Les populations littorales du semi-aride sont le plus souvent d'effectif numérique limité; leur fréquence est faible. Dans l'intérieur du pays, les populations diploïdes sont encore plus rares : nous n'en avons rencontré que deux, l'une à Tarf-ech-Chena, l'autre près de Zaghouan (fig. 11). Elles étaient d'ailleurs dans un mauvais état physiologique.

Comme précédemment, les facteurs bioclimatiques semblent donc conditionner, dans une large mesure, la localisation géographique du diploïde. Si l'on se réfère aux relevés des aires bioclimatiques, il est clair que la fréquence de ce cytotype est la plus grande dans les étages subhumide et humide et que cette fréquence diminue en fonction de l'éloignement des côtes.

L'octoploïde, au contraire, manifeste dans les mêmes conditions une réaction opposée : les populations sont de beaucoup les plus fréquentes dans les régions continentales, pour la plupart soumises à l'étage semi-aride, plus rares dans les régions littorales, pratiquement absentes dans le Cap Bon : les deux seules populations que nous y avons rencontrées, à Korbous, étaient, du reste, nettement saxicoles.

Même si les limites ne sont pas aussi précises en Tunisie qu'elles ne l'étaient en Espagne et au Maroc, des relations entre les aires des cytotypes et celles des bioclimats sont décelables : le diploïde est le plus fréquent sous les étages humide et subhumide, l'octoploïde sous l'étage semi-aride, tandis que l'hexaploïde ne se rencontre que dans l'étage aride.

4° Corse, Sicile, Sardaigne.

Des trois principales îles de la Méditerranée, seule la Sicile est dépourvue de *Mercurialis annua* L. polyploïde (fig. 3). Dans les deux autres, Corse et Sardaigne, se rencontre, à côté des diploïdes, une série de polyploïdes d'ordre élevé comprenant : l'hexaploïde, l'octoploïde, le déciploïde ($10x = 80$), le dodécaploïde ($12x = 96$), le tétradéciploïde ($14x = 112$).

Octoploïdes. — De ces cinq polyploïdes, l'octoploïde est le plus répandu. Il s'étend en abondance en Sardaigne, au Sud d'une ligne Macomer-Nuoro, sur les régions centrale et méridionale de la Sardaigne (fig. 13). Il couvre environ les deux tiers de l'île; où il constitue des populations essentiellement saxicoles sur basalte (Villarios), sur calcaire (Teulada) ou toute autre roche sédimentaire ou éruptive. L'effectif numérique moyen d'une population est à peine supérieur à une centaine d'individus. Les populations non saxicoles sont généralement beaucoup plus réduites.

En Corse, l'octoploïde se rencontre sur toute la côte occidentale rocheuse et escarpée (fig. 14) : les populations sont, comme en Sardaigne, saxicoles et d'effectif numérique comparable. Dans ces deux îles, elles sont le plus souvent isolées les unes des autres.

Les octoploïdes cyrno-sarde et tunisien ont vraisemblablement une origine commune : il est intéressant de remarquer que des liens de parenté analogues

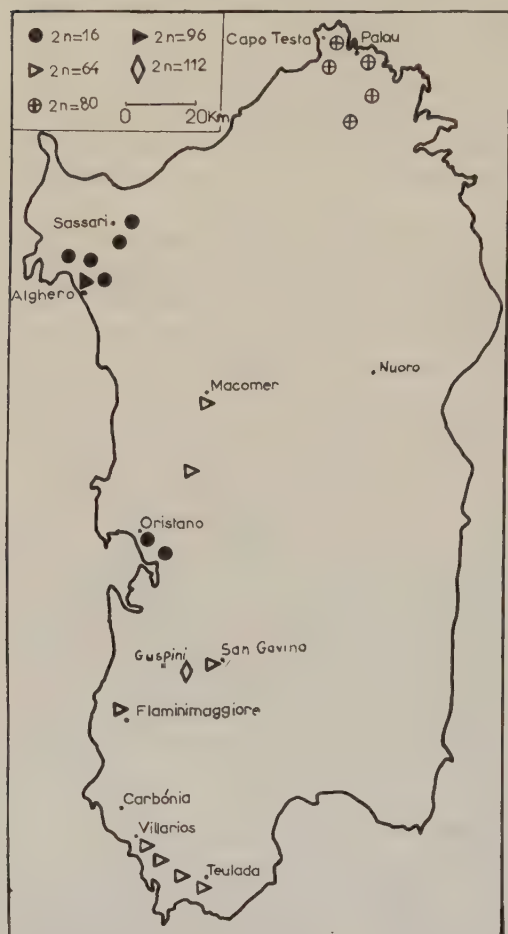


FIG. 13.

FIG. 13. — Stations à Mercuriales en Sardaigne.

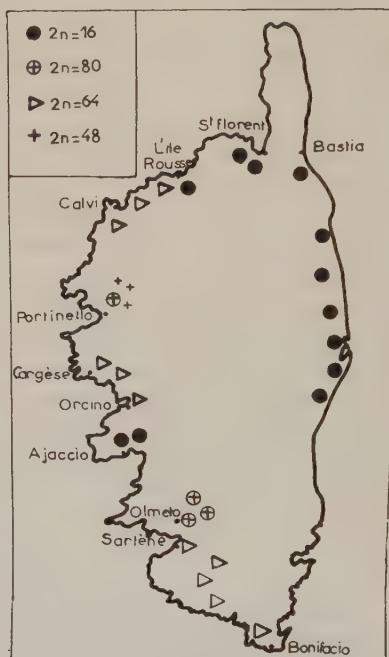


FIG. 14.

FIG. 14. — Répartition des diploïdes et des polyplôïdes en Corse.
La côte Est ne comporte que des diploïdes.

se retrouvent chez les Mercuriales vivaces cyrno-sardes et Nord-africaines, notamment entre *M. corsica* Coss. insulaire de Corse et Sardaigne et *M. elliptica* Lamk. qui croît au Maroc et dans le Sud de l'Espagne (CONTANDRIOPOULOS, 1962).

Autres polyplôïdes. — En Sardaigne, au Nord de la ligne Macomer-Nuoro, l'octoploïde se raréfie et est remplacé par le décaploïde

($10x = 80$) et le dodécaploïde ($12x = 96$) (Capo Testa, Palau, Alghero). Ces cytotypes constituent quelques populations isolées, saxicoles, d'effectif numérique voisin des précédents. En Corse, seul le décaploïde se rencontre sur la côte occidentale, où il est parfois en populations importantes de plus d'un millier d'individus (Olmeto). A côté, voisinent quelques rares populations d'hexaploïdes (Portinello) d'effectif réduit. Enfin, le tétradécaploïde n'a été rencontré qu'en Sardaigne, en une population croissant sur galets au bord d'un cours d'eau, entre San Gavino et Guspini.

Diploïdes. — A côté de ces cytotypes, se rencontrent des populations diploïdes dont la fréquence et l'effectif numérique sont moins élevés; ils colonisent exclusivement des biotopes anthropogènes : décombres au voisinage des agglomérations.

En Sardaigne, nous en avons rencontré quelques populations assez importantes (effectif numérique = 500), surtout dans la région comprise entre Alghero et Sassari.

En Corse, les diploïdes sont plus fréquents et les différences d'écologie entre diploïdes et polyploïdes apparaissent clairement. Les diploïdes sont cantonnés sur la côte orientale basse et plate, alors que les polyploïdes, nous l'avons vu, sont localisés sur la côte occidentale rocheuse.

DE LITARDIÈRE (1935) avait d'ailleurs remarqué que les individus dioïques étaient fréquents sur la côte orientale; les biotopes, où il les avait observés sont anthropogènes, « vignes, oliveraies, champs humides, etc. ». Nous savons maintenant que dioïques et monoïques sont des cytotypes d'affinités édaphiques très différentes.

5° Côte méditerranéenne franco-italienne : écologie particulière des polyploïdes.

Sur cette côte, se rencontrent, entre Gênes et Le Lavandou, de rares populations isolées de polyploïdes nettement saxicoles, croissant au bord de mer, sur les rochers d'exposition Sud, donc dans des conditions très strictes : Le Lavandou ($8x = 64$), Cavalière ($8x = 64$), Diano Marina ($10x = 80$), Alassio ($10x = 80$), Finale Ligure ($6x = 48$).

De tous ces polyploïdes, l'octoploïde est, comme en Corse et en Sardaigne, le plus fréquent.

L'aire de ces polyploïdes est superposable à celle d'un groupement climacique côtier dont les exigences thermiques sont plus élevées, comme en Catalogne, que celles du *Quercetum Ilicis*; il s'agit de l'*Oleo-Lentiscetum* (MOLINIER, 1954).

C'est en Corse, en Sardaigne et sur la côte franco-italienne que les

différences écologiques entre diploïdes et polyploïdes sont les plus marquées. La continuité de l'aire de l'octoploïde, notamment, est remarquable entre la Corse, la Sardaigne et la Tunisie. On pourrait y ajouter la côte franco-italienne, mais ici, la fréquence de ces cytotypes est plus faible.

C. — FACTEURS HISTORIQUES ET AGE DU COMPLEXE

Etant donné la constance des corrélations entre les aires des polyploïdes et celles des bioclimats dans tous les territoires prospectés, on pourrait conclure au premier abord à une influence exclusive de l'écologie sur la répartition géographique.

Mais l'adaptation de chacun des taxa à un bioclimat donné ne suffit pas à expliquer complètement la distribution actuelle. En effet, comme nous l'avons précédemment indiqué, les polyploïdes atteignent, à l'Ouest et au Centre du bassin occidental de la Méditerranée, des latitudes beaucoup plus élevées (Espagne, Corse, Sardaigne) qu'ils ne le font à l'Est (Italie et Sicile). L'absence de polyploïdes en Sicile et dans le Sud de la péninsule italienne ne peut s'expliquer uniquement par l'action des facteurs sélectifs climatiques ou édaphiques, car bien des biotopes de l'Italie du Sud et de Sicile pourraient justement être occupés par des polyploïdes, comme c'est le cas sous les climats comparables d'Espagne, de Corse et de Sardaigne.

Cette différence résulterait-elle de l'expansion de taxa ayant pris naissance au hasard, par suite de bouleversements génétiques plus ou moins localisés ? Il n'en est rien, car la distribution des polyploïdes et des diploïdes est nettement orientée autour d'un axe Barcelone-Tunis. Au Sud de cet axe se tiennent les polyploïdes, au Nord les diploïdes; ce n'est qu'exceptionnellement que les diploïdes et les polyploïdes croissent ensemble (Corse et Sardaigne).

D'autre part, la concentration d'un grand nombre de taxa dans une aire relativement restreinte peut être interprétée comme l'indication d'une évolution rapide (SINNOTT, 1916; MARIE-VICTORIN, 1929, 1938; STEBBINS, 1950). Il semble bien que le complexe *Mercurialis annua* L. ait, de ce fait, une origine récente et circum-méditerranéenne. Il est donc logique de rechercher si la distribution observée de nos jours n'a pas été tributaire des bouleversements géologiques (régressions et transgressions) et paléoclimatologiques (glaciations) survenus au cours de la dernière période géologique, c'est-à-dire Pléistocène, dans l'un des foyers de différenciation, à savoir le bassin occidental de la Méditerranée.

**1° Rapports entre les aires des cytotypes
et la configuration des continents pléistocènes.**

A la fin du Pliocène et au début du Pléistocène, l'Espagne et l'Afrique du Nord ont un contour rappelant les formes actuelles, mais par contre, la Sicile d'une part, et la Corse et la Sardaigne de l'autre, communiquent librement par des isthmes avec l'Afrique du Nord et l'Europe (fig. 15). Les documents paléontologiques indiquent, par ailleurs, que la flore de la fin du Miocène et la flore actuelle sont comparables et ne sont séparées que par une répartition géographique différente des espèces qu'elles contiennent. On peut donc admettre

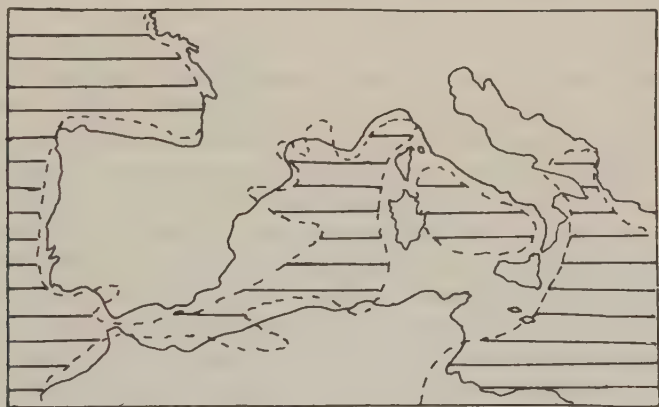


FIG. 15. — Configuration des continents
au début du Pléistocène (d'après JEANNEL).

que *M. annua* L. existait à cette époque, au moins en des sippes diploïdes, voisines des actuelles, et couvrait tout le pourtour de la Méditerranée.

Au cours du Pléistocène, les territoires circum-méditerranéens ont subi des bouleversements. Comme on peut le constater, les isthmes Siculo-Tunisien et Corso-Toscan ont été les principales voies d'échanges entre l'Afrique du Nord et l'Europe. Or, ces anciennes voies d'échanges correspondent, l'une (Pont Siculo-Tunisien) à la continuité de l'aire des diploïdes de l'Europe à l'Afrique du Nord, l'autre (Pont Corse-Sardaigne) à la continuité de l'aire des polyploïdes.

2° Facteurs paléo-climatologiques — glaciations.

Comment expliquer maintenant que sur ces îles, vestiges de ces deux isthmes, les niveaux de ploïdie soient différents ? (6x à 14x en Sardaigne et en Corse, 2x en Sicile). Pour cela, nous devons examiner

l'incidence des divers bouleversements survenus durant le Pléistocène.

Au début du Pléistocène (Calabrien, Villafranchien) régnait, en France et en Afrique du Nord, un climat tempéré. La flore villafranchienne d'Ichkeul en Tunisie était comparable à la flore actuelle du Midi de la France. Au Pléistocène inférieur, les Mercuriales annuelles pouvaient croître sur toute l'étendue du bassin méditerranéen.

Au Pléistocène moyen (Tyrrhénien), les glaciations du Mindel et du Riss refroidissent considérablement les climats, mais il ne semble pas qu'elles aient affecté considérablement le climat des territoires circum-méditerranéens. La flore de Maison-Carrée (Alger) indique seulement un climat plus froid que celui d'Ichkeul (invasion d'espèces boréales). Donc, on peut admettre qu'au Tyrrhénien, les glaciations n'ont pas affecté, dans de grandes proportions, la répartition des Mercuriales annuelles.

Enfin, au Pléistocène supérieur, se produit la dernière glaciation du Würm, dont l'influence sera considérable sur toute l'Europe. FURON (1959) écrit à ce sujet : « Sur les côtes de l'Europe occidentale, le froid fut si vif que la faune chaude a disparu définitivement... Les Rennes arrivent jusqu'à la Riviera accompagnés de Renards bleus... Le froid s'est fait sentir jusque dans l'Italie du Sud et l'Espagne du Sud où l'on a trouvé des dépôts à grands Pingouins. » Donc, la glaciation Würmienne a incontestablement repoussé les Mercuriales annuelles vers le Sud où elles ont trouvé refuge en Afrique; les migrations ont pu s'effectuer par Gibraltar d'une part, et par le pont Siculo-Tunisien, d'autre part. L'existence de ce dernier et fort controversée : considérée comme probable par de nombreux paléontologistes et biogéographes, son existence longtemps niée par les géologues, ne semble pas actuellement infirmée par des travaux récents (CASTANY, 1956). Il est nécessaire de retenir qu'au Würmien, les espèces qui nous occupent sont éliminées de France, de la majeure partie de l'Espagne, d'Italie et vraisemblablement de la Corse et de la Sardaigne.

Après le Würm, le réchauffement a lieu. La reconquête de la France et de l'Espagne ne peut s'effectuer que par des diploïdes provenant d'Afrique du Nord : la répartition actuelle le confirme. L'expansion vers le continent européen n'a pu se réaliser que par les isthmes reliant la péninsule italienne à la Tunisie et l'Espagne au Maroc, c'est-à-dire par le pont Siculo-Tunisien et par Gibraltar.

3° Origine de la répartition actuelle.

Il est vraisemblable que cette reconquête s'est effectuée en liaison avec les divers bouleversements génétiques nécessaires à une adaptation aux conditions nouvellement créées, si bien que l'espèce diploïde de base a dû se transformer, par élaboration d'un matériel génétique

nouveau, les diploïdes actuels, strictement anthropogènes, étant de formation récente.

Après la fonte des glaciers Würmiens, l'expansion des taxa nord-africains vers l'Europe, se produit la fonte des glaces scandinaves et la dernière transgression dont la conséquence sera la formation du contour des continents tels que nous les connaissons aujourd'hui. En même temps, des bioclimats méditerranéens, sensiblement les mêmes que ceux que nous observons actuellement, s'établissent progressivement. Ce sont ces bioclimats qui ont alors sélectionné les polyploïdes en formation, puisque la correspondance entre les aires des polyploïdes et des bioclimats est aujourd'hui des plus étroite.

Mais le fait que la Sicile et le Sud de l'Italie ne soient pas occupés par des polyploïdes ne peut s'expliquer uniquement par l'action des bioclimats, puisque ceux-ci sont comparables à ceux de Corse et de Sardaigne. On est alors obligé d'admettre pour ces deux îles l'établissement de barrières d'isolement géographiques, à la suite de la disparition des liaisons continentales. La limitation des échanges a eu pour effet une orientation différente de l'évolution du matériel génétique diploïde dans ces régions. C'est cette différenciation, comme c'est le cas généralement, qui a conditionné le développement des polyploïdes et leur sélection par les bioclimats.

Par contre, une persistance possible des liaisons entre l'Afrique du Nord, la Sicile et l'Italie a permis des échanges ininterrompus entre diploïdes, ce qui a vraisemblablement prévenu la formation des polyploïdes et favorisé le développement d'écotypes diploïdes, comme nous le verrons par la suite.

D. — CONCLUSIONS

De l'ensemble des faits précédemment exposés, peuvent être dégagés les principaux éléments dont l'action a été déterminante dans la distribution du complexe *M. annua* L.

1° Les limites des aires de chaque cytotype coïncident toujours avec des limites bioclimatiques; donc, de tous les facteurs ayant pu contribuer à l'expansion des polyploïdes, ce sont, en définitive, les facteurs écologiques qui sont les plus importants : il est logique de penser que les polyploïdes se sont répandus principalement sous l'effet de facteurs sélectifs climatiques, dont la nature sera précisée en liaison avec les recherches expérimentales.

2° L'activité humaine n'a pas été étrangère à l'expansion des taxa, car ils sont en majorité nitrophiles et, sur toute leur aire, ils se rencontrent, soit uniquement dans les cultures, soit dans les groupements végétaux fortement dégradés par l'homme.

3° Les bouleversements géologiques, transgression et régression, ont contribué à modeler la distribution observée en isolant les différents foyers d'expansion : diploïdes d'une part, polyploïdes de l'autre.

E. — DISCUSSION

**1° Le complexe *Mercurialis annua* L.
et la méthode des spectres de polyploïdie.**

D'autres méthodes que l'analyse des populations naturelles d'une seule ou d'un petit nombre d'espèces ont été proposées pour étudier la signification biogéographique de la polyploïdie. Parmi celles-ci, la méthode des spectres de polyploïdie consiste à dénombrer le pourcentage net de polyploïdes dans la flore d'un territoire.

C'est par cette méthode que TISCHLER (1935), puis LÖVE et LÖVE (1943, 1949) ont établi un gradient de polyploïdie décroissant du Nord au Sud dans les régions boréales : les flores tempérées sont plus pauvres en polyploïdes que les flores des hautes latitudes, car les polyploïdes résistent mieux aux conditions extrêmes.

Afin de confirmer cette théorie, la méthode des spectres a été appliquée aux flores méditerranéennes, en particulier à celle de la Sicile par LÖVE et LÖVE (1949) et celle de Sardaigne par MARTINOLI (1954). Les résultats obtenus sont en contradiction avec la position des diploïdes et des polyploïdes de *Mercuriales* dans ces deux îles. Pour la flore de la Sicile, on est arrivé à la conclusion qu'elle est très pauvre en polyploïdes (33 %); dans ce cas, le résultat obtenu s'accorde avec l'absence de *Mercuriales* polyploïdes. Par contre, MARTINOLI établit des proportions similaires pour la Sardaigne. Or, dans cette dernière, les *Mercuriales* annuelles sont en très grande majorité polyploïdes et les niveaux de ploïdie y sont les plus élevés qui soient. On pourrait nous objecter que les résultats obtenus à partir d'une seule espèce ne sauraient être généralisés, mais une telle différence entre la fréquence des polyploïdes et les niveaux de ploïdie rencontrés dans ces deux îles montre bien que la méthode des spectres peut conduire à des contradictions et n'est pas très rigoureuse, car elle ne tient compte, ni des rapports phylétiques, ni des différences de distribution entre les polyploïdes et les diploïdes correspondants d'une même espèce linnéenne ou d'un même genre. Aussi a-t-elle été d'ailleurs critiquée par certains auteurs (STEBBINS, 1950) ou amendée et complétée par d'autres (MANTON, 1950; FAVARGER, 1960).

2° Polyploïdie et aptitude à la colonisation.

La théorie basée sur l'aptitude des polyploïdes à résister aux basses températures n'ayant pu être généralisée, on a alors admis l'hypothèse que les polyploïdes, surtout chez les plantes herbacées, seraient

aptes à envahir les territoires nouvellement ouverts à la colonisation, à la suite de l'intervention humaine ou après le retrait des glaces quaternaires (STEBBINS, 1942).

Comme nous l'avons précédemment indiqué, l'intervention humaine a contribué à l'expansion des Mercuriales; tous les éléments du complexe, qu'ils soient diploïdes ou polyploïdes, croissent en majorité dans des biotopes anthropogènes; donc, l'influence humaine s'est exercée aussi bien en faveur des diploïdes que des polyploïdes : rien ne permet d'affirmer la supériorité de ces derniers dans leur aptitude à la colonisation.

Les territoires libérés par les glaces ont été colonisés, dans bien des cas, par des polyploïdes néoformés. C'est le cas pour *Iris versicolor* (ANDERSON, 1936), *Biscutella laevigata* L. (MANTON, 1934, 1937), *Cuthbertia graminea* Small. dont les tétraploïdes colonisent les terrains pléistocènes récents (GILES, 1942) et du complexe *Galium anisophyllum* Villars (EHRENDORFER, 1958), dans lequel la répartition géographique des niveaux de ploïdie dans les Alpes s'explique aisément en fonction des différentes phases glaciaires du quaternaire.

En ce qui concerne *M. annua* L., il est impossible que les territoires nouvellement libérés par les glaces aient été colonisés par des polyploïdes. En effet, nous avons montré que ce complexe, de formation récente et d'évolution rapide, s'est vraisemblablement différencié au Quaternaire; s'il était plus ancien, il n'en aurait pas moins subi le contrecoup des bouleversements climatiques intervenus durant cette période. De plus, les glaciations ont surtout affecté le continent européen; il est bien évident que les aires nouvellement ouvertes à la colonisation en France, Italie, Espagne du Nord, sont justement couvertes de diploïdes et non de polyploïdes comme on aurait pu s'y attendre. Là encore, les relations entre aires des polyploïdes et zones glaciaires sont inversées.

On pourrait nous objecter que l'Afrique où se sont réfugiées les espèces au début des glaciations a subi leur contrecoup en étant le siège d'oscillations climatiques (PONS et QUEZEL, 1957), ayant pu contribuer à l'expansion des polyploïdes dans cette région. Mais ces oscillations ne sont pas très bien connues ni quant à leur date, ni quant à leur durée. Les rapports qu'elles pourraient présenter avec les aires des différents cytotypes paraissent actuellement bien difficiles à définir, tandis que les relations entre ces mêmes aires et les climats actuels sont évidentes. D'autre part, on ne s'expliquerait pas que des bouleversements plus profonds, en Europe, n'aient pas provoqué sur ce continent des effets analogues et même plus accentués. De plus, les oscillations africaines n'ont pas eu pour conséquence une migration des flores, une disparition quasi totale des espèces comme ce fut le cas en Europe; il ne s'agit en aucune façon d'aires nouvellement ouvertes à la colonisation après le retrait des glaces.

3° *Polyplôidie et plasticité écologique.*

Dans le même ordre d'idées, on a pensé que l'aptitude colonisatrice des polyplôïdes serait due en général à leur plasticité écologique. Les allopolyplôïdes néoformés seraient capables de s'adapter à une gamme climatique plus étendue que les diploïdes dont ils sont issus. Cette propriété est évidente pour les *Tradescantia* nord-américains (ANDERSON et WOODSON, 1935; ANDERSON et SAX, 1936) et la plupart des genres précédemment cités. Chez *M. annua* L. il n'en est rien; chaque polyplôïde est limité à un ou deux bioclimats voisins, tandis que les aptitudes bioclimatiques des diploïdes sont comparativement beaucoup plus étendues; donc, ici, nous sommes encore en contradiction avec l'opinion généralement admise.

4° *Position relative des diploïdes et des polyplôïdes.*

Quelles qu'en soient les causes, dans tous les complexes étudiés, la distribution des polyplôïdes est différente de celle des diploïdes. La plupart de ceux étudiés jusqu'à maintenant sont d'origine boréale et, dans la majorité des cas, les polyplôïdes sont plus répandus que les diploïdes; ces derniers sont situés à la périphérie de l'aire et entourent les polyplôïdes centraux (STEBBINS, 1952).

Chez *M. annua* L., l'aire occidentale que nous connaissons peut être partagée par un axe Barcelone - Tunis; au Nord de cette ligne sont situés les diploïdes, au Sud les polyplôïdes; les territoires correspondants sont de superficie comparable. Donc, chez *M. annua* L., l'expansion des diploïdes et des polyplôïdes est équivalente; et les diploïdes ne sont pas spécialement situés à la périphérie, puisqu'au Sud les polyplôïdes sont limités par le Sahara.

Nous avons précédemment indiqué que chez *Mercurialis annua* L., de tous les facteurs invoqués, c'est la bioclimatologie actuelle qui est déterminante. Mais au fond, la répartition d'un complexe dépend d'une conjonction de circonstances dont la résultante est imprévisible, ce qui explique les difficultés rencontrées dans toute tentative de généralisation en l'état actuel de nos connaissances.

5° *Compétition entre polyplôïdes et diploïdes.*

Enfin, pour d'autres encore, les polyplôïdes seraient aptes à coloniser des aires nouvellement ouvertes, parce qu'ils représenteraient des « éléments jeunes et agressifs » capables de concurrencer efficacement les diploïdes (FAVARGER, 1960; REESE, 1958), tout au moins

durant les premières phases de l'expansion. Pour d'autres, au contraire (STEBBINS, 1950), l'expansion des polyploïdes ne serait possible que dans la mesure où ces derniers n'entreraient pas en compétition avec les parents diploïdes en présence desquels ils seraient désavantagés.

En Afrique du Nord, où il y a eu substitution des polyploïdes aux diploïdes primitifs, la compétition, dans la mesure où elle a joué, s'est exercée en faveur des polyploïdes.

Mais au cours de nos prospections, nous n'avons jamais rencontré dans les zones de transition des populations où diploïdes et polyploïdes étaient mélangés; pourtant, cette éventualité peut se produire, puisque ces taxa sont soumis à un perpétuel brassage par l'homme. Nous avons, au contraire, rencontré des taxa à affinités écologiques bien tranchées.

Aussi, pensons-nous que la sélection par les bioclimats a été plus importante que la compétition elle-même; nous montrerons d'ailleurs, au cours de notre exposé, quels ont été les principaux facteurs sélectifs.

CHAPITRE III

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU CYTOTYPE DIPLOÏDE

Parmi les sept cytotypes de *Mercurialis annua* L. que nous avons découverts, les critères morphologiques les plus importants permettant de faire un premier classement sont les caractères sexuels. Ceux-ci se traduisent par une structure différente des inflorescences. C'est, en effet, grâce aux méthodes de la morphologie comparée que nous avons pu définir clairement trois types sexués : les dioïques, les monoïques, les intersexués, et mettre en évidence les différences fondamentales entre chacun d'eux.

Nous montrerons qu'il existe une corrélation étroite entre type sexué et nombre chromosomique : les dioïques sont des diploïdes, la monœcie étant concomitante de la polyploïdie.

De nombreuses populations de *M. annua* L. sont constituées d'individus dont les sexes sont séparés. La distinction des dioïques est alors évidente. D'autres sont composées d'individus portant à la fois des fleurs des deux sexes. C'est justement, en comparant les structures de ces inflorescences bisexuées à celles des individus mâles et des individus femelles, que l'on parvient à distinguer intersexués et monoïques vrais, et non, comme l'avaient fait les auteurs jusqu'à maintenant, par le dénombrement des fleurs de chaque sexe, et l'établissement de leurs proportions relatives sur le même pied.

L'analyse de l'inflorescence de chaque cytotype va permettre de dégager les différences essentielles entre caractères sexuels des diploïdes d'une part, et des polyploïdes de l'autre.

1. — CARACTÈRES SEXUELS ET INFLORESCENTIELS

Dans ce taxon, les populations sont presque exclusivement constituées d'individus dont les sexes sont parfaitement séparés, donc nettement dioïques. Mais l'organisation inflorescentielle des mâles et des femelles est nettement différente.

De l'inflorescence mâle et femelle, c'est la seconde qui est la plus simple; c'est donc à celle-ci que nous rattacherons les autres organisations et en particulier celle du mâle.

1° Inflorescence femelle.

L'inflorescence femelle se développe à l'aisselle d'une feuille végétative (fig. 16, *Br*); une fleur centrale A_1 constitue l'axe principal; le reste de l'inflorescence est asymétrique et comprend, d'un côté de l'axe A_1 (à gauche, fig. 16, *A*) une cyme scorpioïde, composée de deux à sept fleurs ($A_2, A_3...$) régulièrement antidromes d'une fleur à l'autre.

De l'autre côté de l'axe A_1 , se développe un ensemble plus ramifié formé d'un axe secondaire (fig. 16, *A, A'_2*) portant des feuilles; $F_1, F_2...$ servant de bractées à des inflorescences femelles identiques à celle qui est axillaire de *Br*, mais plus jeunes et plus réduites.

Sur l'axe A'_2 , la position des feuilles F_1, F_2 peut être variable, soit antéro-postérieure (fig. 16, *B*), soit latérale (fig. 16, *A*), par rapport à la bractée *Br*, ce qui ne modifie pas sensiblement l'organisation générale de l'inflorescence femelle.

Etant donné que normalement la bractée de A'_2 avorte, les auteurs, et BAILLON en particulier (1858, 1893), ont considéré que les axes à l'aisselle de *Br* étaient le produit du développement de bourgeons surnuméraires. Comme l'a montré l'analyse d'inflorescences tératologiques (DURAND, 1957), ces axes sont, en réalité, des axes secondaires portés par la fleur centrale A_1 représentant l'axe principal de l'inflorescence. D'un côté de cet axe, se développe une cyme pauciflore scorpioïde (à gauche); de l'autre côté, un axe ramifié dont les feuilles assimilatrices $F_1, F_2...$ sont les bractées d'autres inflorescences, identiques à celle qui est développée à l'aisselle de *Br*.

2° Inflorescence mâle.

Elle comprend deux axes A_1 et A'_2 (fig. 17) développés à l'aisselle d'une feuille végétative *Br*. Comme nous l'avons vu pour l'inflorescence femelle, ces deux axes ne sont pas le produit du développement de bourgeons surnuméraires : l'axe A_1 est un axe principal, ici très

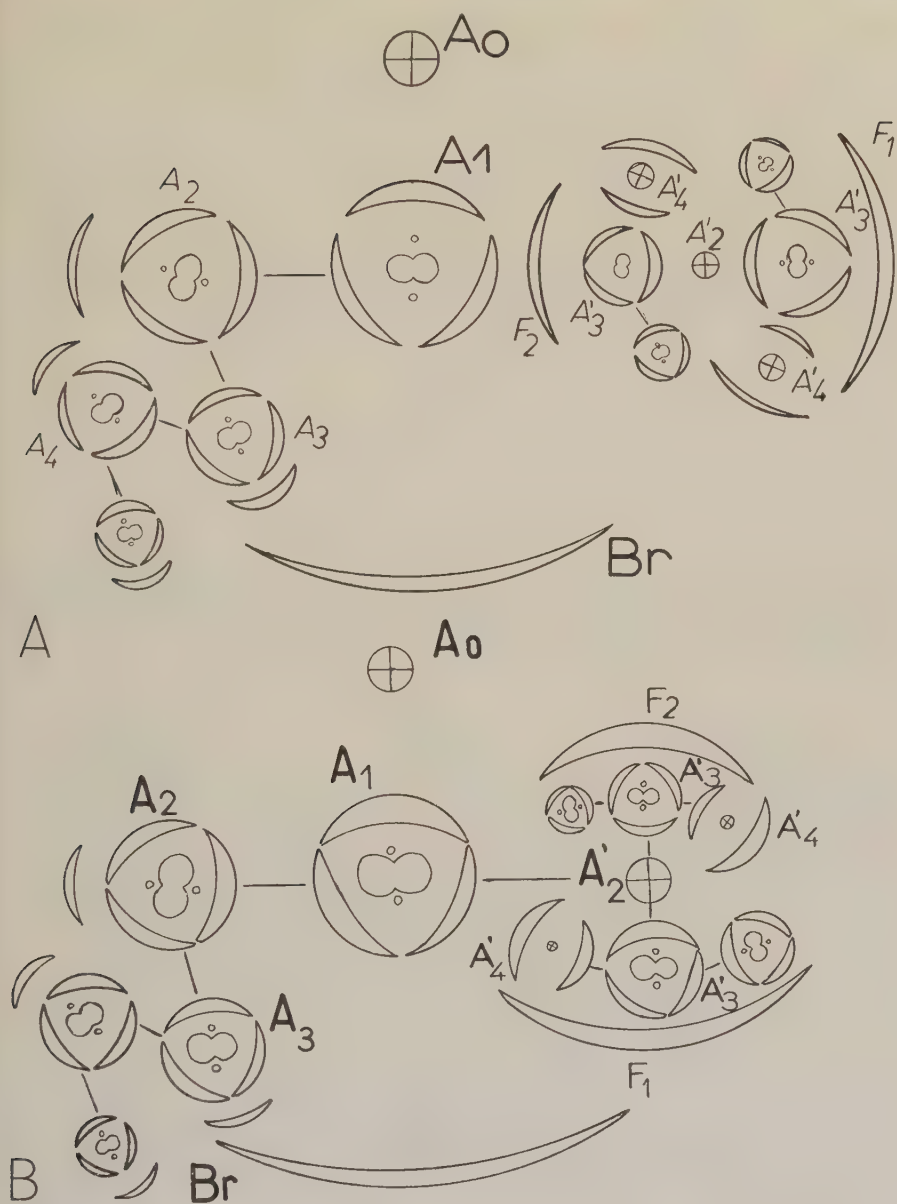


FIG. 16. — Diagrammes de l'inflorescence femelle des diploïdes. A, les feuilles F_1 et F_2 sont en position latérale; B, ces feuilles sont antéro-postérieures (Br, bractée générale; A_0, A_1, A_2 , etc., axes de divers ordres).

développé, constituant une hampe terminée par une fleur mâle et portant un nombre variable de glomérules cymeux axillaires de petites bractées scarieuses (fig. 17, b). Ces bractées b , portées par A_1 , sont quelquefois plus ou moins décussées, quelquefois nettement alternes.

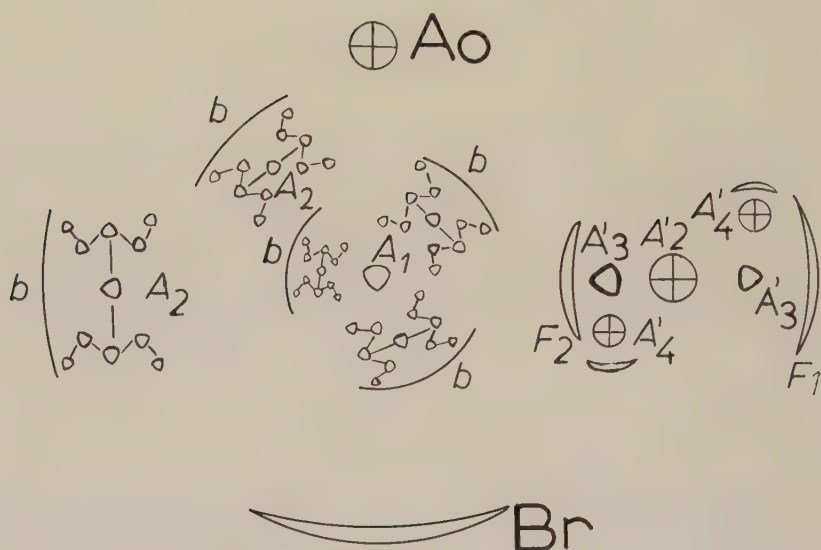


FIG. 17. — Diagramme de l'inflorescence mâle diploïde (A_o , axe émetteur; Br , bractée générale; A_1 , axe principal; b , bractées scarieuses des divers glomérules cymeux placés en position A_2 ; F_1 , F_2 , feuilles végétatives portées par l'axe A'_2).

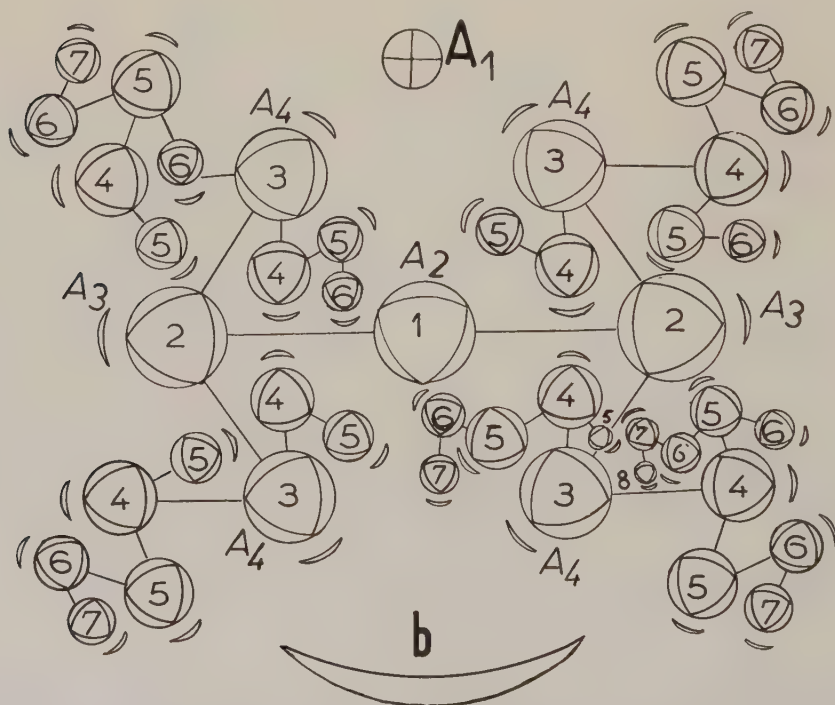


FIG. 18. — Diagramme d'un des glomérules cymeux de l'inflorescence mâle. Il se développe à l'aisselle d'une bractée scarieuse b . (1, 2, 3, ... fleurs de divers ordres).

L'inflorescence axillaire de ces bractées scarieuses est une cyme très contractée dont l'analyse peut être faite en observant la succession du développement des divers boutons floraux. La cyme est bipare, jusqu'aux fleurs d'ordre 5 tout au plus, puis tend à devenir unipare scorpioïde avec plus ou moins de régularité (fig. 18). Le nombre de glomérules cymeux, axillés par les bractées *b*, varie de deux à dix.

L'axe A'_2 est un rameau dont les feuilles $F_1, F_2...$ décussées servent de bractées à d'autres inflorescences (fig. 17) semblables à celles qui se développent à l'aisselle de *Br*.

3° Homologies et différences entre ces deux types d'inflorescences.

Ces deux inflorescences sont cymeuses : dans les deux cas, l'axe principal A_1 se termine par une fleur, mais chez le mâle cet axe est très développé et porte un grand nombre d'inflorescences secondaires en cymes d'abord bipares, puis unipares scorpioïdes ; chez la femelle, cet axe est très court et ne porte qu'une seule inflorescence secondaire chez laquelle le stade unipare est atteint d'emblée.

Dans les deux cas, les axes qui se développent en A'_2 sont homologues.

Chez les individus unisexués, ces deux types d'inflorescences sont stables d'un nœud à l'autre, tant en ce qui concerne la position des feuilles F_1, F_2 (antéro-postérieures ou latérales), qu'en ce qui concerne le développement de l'inflorescence proprement dite (nombre de fleurs chez la femelle, nombre des glomérules cymeux chez le mâle).

4° Cas anormaux : diploïdes intersexués.

Chez les diploïdes, à côté des individus unisexués qui sont la majorité, nous avons rencontré quelques pieds portant à la fois des fleurs mâles et femelles dans des proportions variables suivant le cas. Nous désignerons ces individus sous le terme d'*intersexués*.

Ils ont été la plupart du temps confondus (GILLOT, 1924; YAMPOLSKY, 1930, 1934) avec les véritables monoïques qui, eux, nous le montrerons par la suite, sont polyplloïdes.

Pourtant, cette distinction est primordiale. Comme nous le verrons, elle conditionne le travail expérimental sur le déterminisme du sexe. Nous allons tout d'abord analyser l'organisation inflorescentielle de ces individus, nous étudierons aussi leur répartition dans les populations dioïques, puis leur comportement génétique.

A. — ORGANISATION INFLORESCENTIELLE

En comparant les inflorescences de ces individus à celles que nous venons de décrire, nous nous sommes aperçu qu'il est possible de distinguer divers types d'intersexués :

Intersexués de type mâle. — Leur inflorescence est construite exactement comme celle des mâles. Une ou plusieurs fleurs femelles s'insèrent simplement dans l'inflorescence, à la place d'une ou plusieurs fleurs mâles. La position des ou de la fleur femelle prenant place dans l'inflorescence est variable.

Très rarement, une fleur femelle termine l'axe principal A_1 d'une inflorescence mâle (fig. 19, A). Dans ce cas, la nouvelle organisation obtenue préfigure un cyathium. NOZERAN (1955) l'a désignée sous le terme de *paracyathium* (voir encore pp. 672-673).

Plus généralement, une à trois fleurs femelles remplacent la fleur mâle d'ordre trois (A_3) ou quatre (A_4) de l'inflorescence mâle (fig. 19, B).

Sur un même pied mâle, le nombre des inflorescences bisexuées varie d'un nœud à l'autre, mais n'excède jamais deux ou trois.

Intersexués de type femelle. — Les modifications, affectant l'inflorescence femelle, portent surtout sur le développement plus ou moins important de la cyme accolée à l'axe principal A_1 toujours unifloral.

Il peut n'y avoir que peu de changement dans cette partie de l'inflorescence. Dans ce cas, seule la dernière fleur de la cyme scorpioïde, développée en A_2 , est remplacée par une fleur mâle (fig. 20, A).

Le nombre des fleurs mâles, s'insérant dans la cyme latérale femelle, peut être plus important et couvrir la moitié de ses fleurs; toutefois, les fleurs de chaque sexe sont groupées et n'alternent pas l'une avec l'autre. Les mâles terminent toujours les axes d'ordre supérieur (fig. 20, B), et la cyme reste unipare scorpioïde.

Parfois, l'inflorescence s'écarte plus nettement du type femelle : il y a alors multiplication des axes de la cyme accolée à l'axe principal. Elle peut rester unipare scorpioïde pour les axes d'ordre inférieur terminés par des fleurs femelles, puis devenir multipare irrégulière pour les axes d'ordre supérieur qui se terminent par des fleurs mâles (fig. 20, C). Ou bien encore, la multiplication des axes de la cyme débute dès les axes inférieurs; seule la fleur centrale A_1 reste femelle, tandis que tous les autres axes sont terminés par des fleurs mâles. La cyme, bipare à sa base, devient ensuite régulièrement unipare, et est construite de la même manière qu'un glomérule cymeux élémentaire de l'inflorescence mâle.

Ce type d'inflorescence plus régulière s'apparente aussi au cyathium

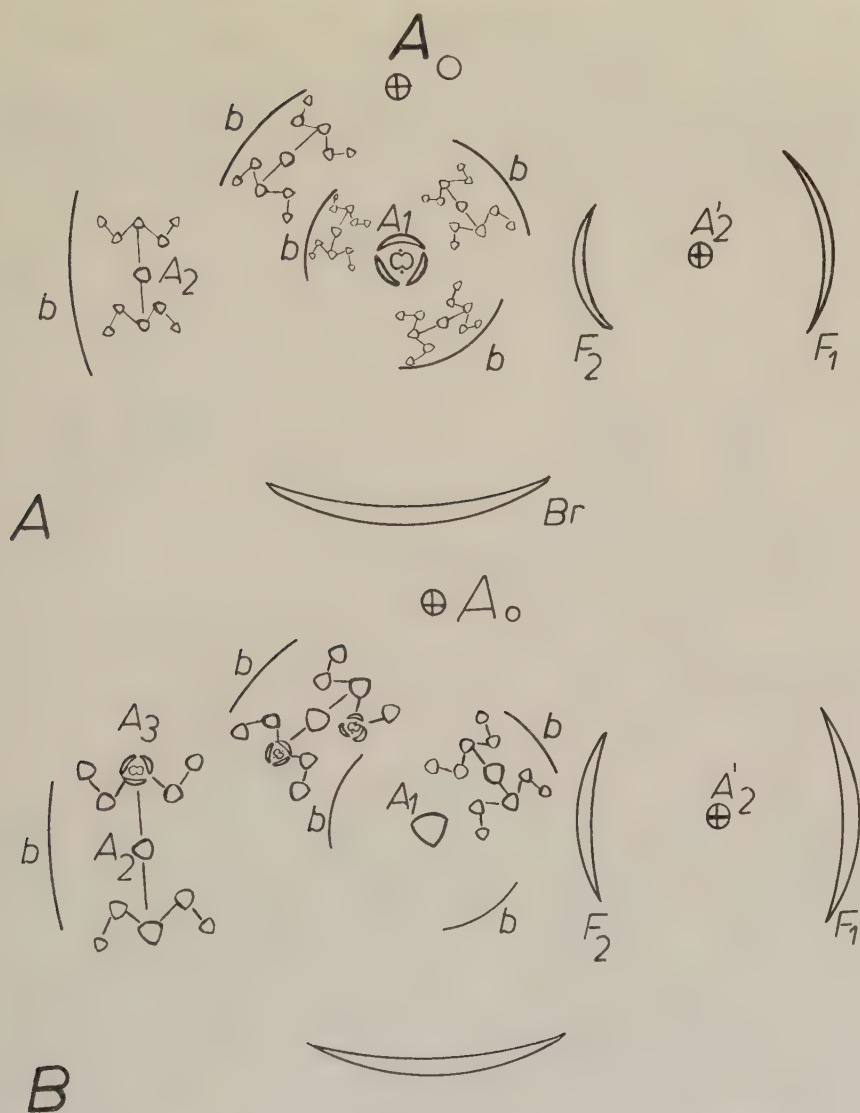


FIG. 19. — Diagramme des intersexués de type mâle. A, l'axe principal A_1 est terminé par une fleur femelle; l'inflorescence est un *paracyathium*. B, les fleurs femelles s'insèrent dans l'inflorescence sur les axes d'ordre 3 ou 4.

des Euphorbes, mais elle est très rare chez les diploïdes (fig. 20, D).

Chez les individus diploïdes dont l'inflorescence est construite sur les types représentés figure 20, A, B et C, l'intersexualité ne se manifeste que tardivement, alors que chez les individus du type D elle apparaît dès les premiers stades du développement.

Étudions maintenant la répartition des intersexués dans les populations naturelles de diploïdes.

B. — FRÉQUENCE DES INTERSEXUÉS DANS LES POPULATIONS

Dans les régions prospectées où nous avons rencontré les diploïdes (France, Italie, Espagne du Nord), les individus intersexués de type mâle sont rares; nous n'en avons trouvé qu'en Italie où ils sont le

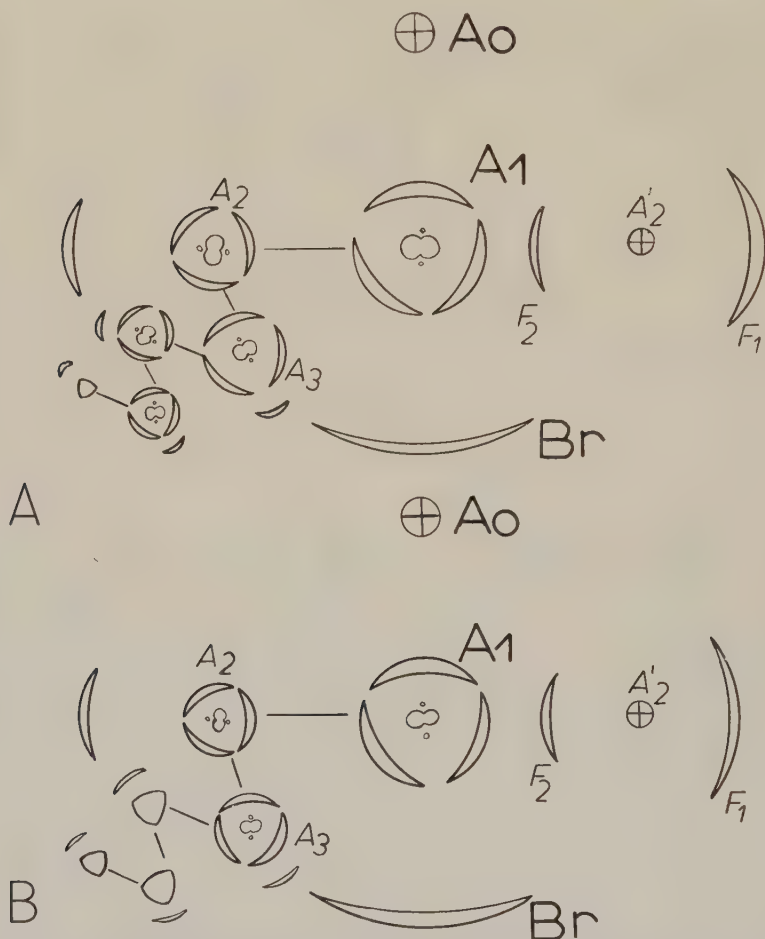


FIG. 20, A à D. — Diagrammes des intersexués de type femelle. A, une seule fleur mâle termine la cyme scorpioïde latérale. B, trois fleurs mâles se sont insérées dans la cyme unipare. C, la multiplication des axes de la cyme commence à partir des axes d'ordre 4. D, la cyme est multipare dès l'axe secondaire A_2 .

plus souvent isolés dans les populations naturelles; ils n'y constituent jamais une proportion appréciable, si bien qu'il n'est pas question d'étudier leur répartition. Par contre, les intersexués de type femelle ont une fréquence variable, mais assez élevée toutefois, pour permettre d'établir une distribution (fig. 21).

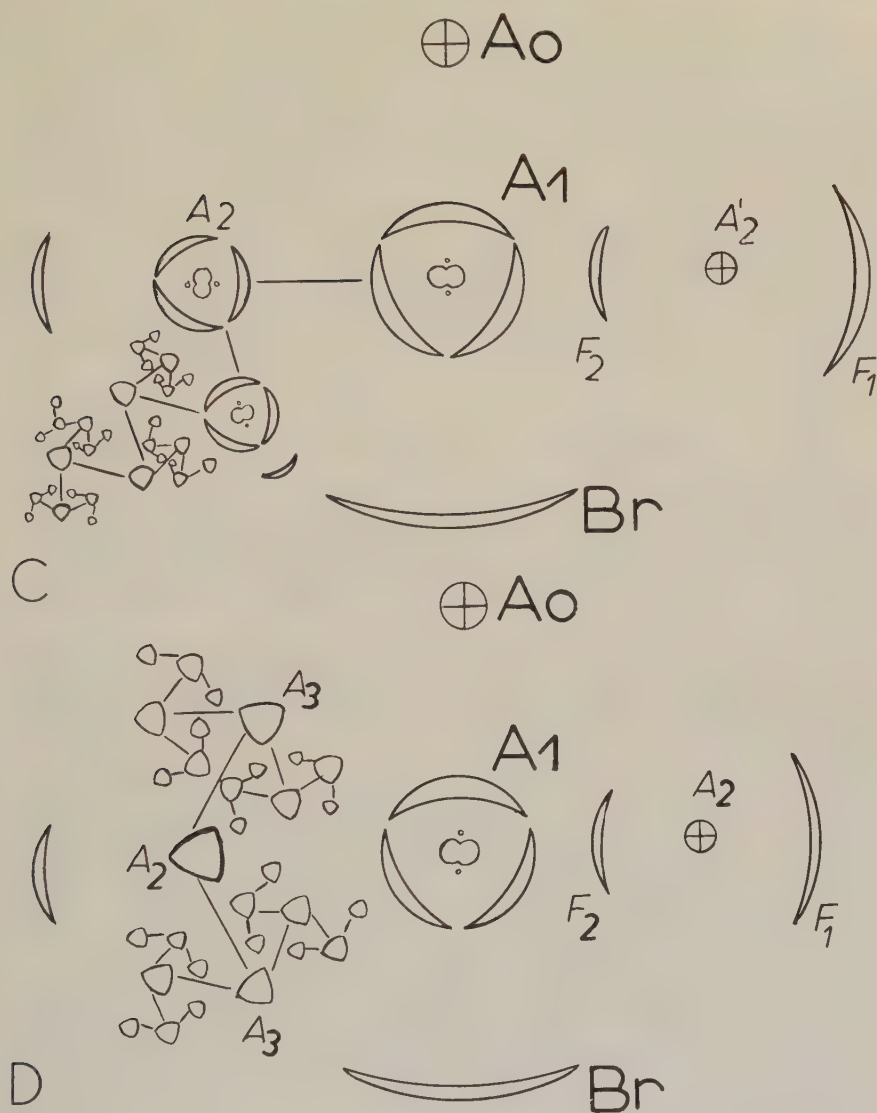


FIG. 20, C et D.

Du Nord-Est de la France jusqu'à la Tunisie, ils ont été dénombrés dans les territoires suivants : en Alsace, dans l'Hérault (Saint-Guilhem - le - désert, Lattes), dans les Pyrénées - Orientales (Fitou, Salses) et en Espagne (Oviedo, Santander). La fréquence de ces individus dans ces régions est résumée dans le tableau suivant. (Cette fréquence a été calculée pour un certain nombre de populations. Lorsque ces populations ont une faible importance numérique, les calculs ont été faits sur toute la population, par contre, si la popu-

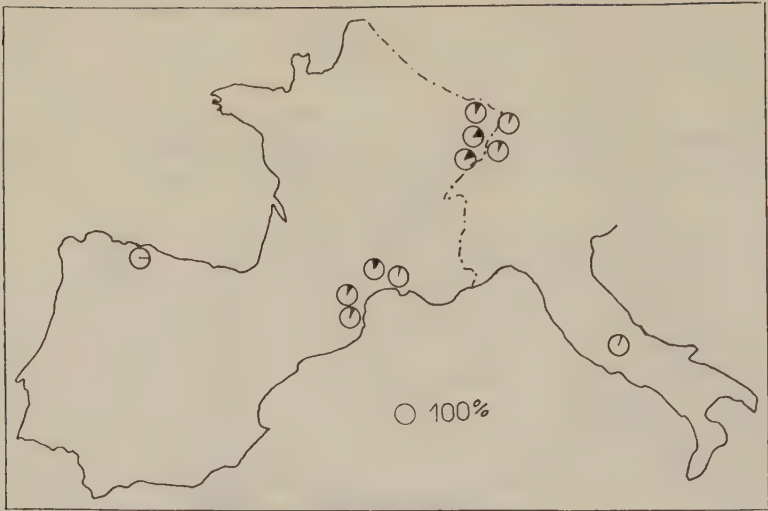


FIG. 21. — Distribution géographique et fréquence des intersexués de type femelle dans les populations.

lation est composée de plusieurs milliers d'individus, le pourcentage des intersexués a été calculé sur une fraction d'environ 500 individus de la population.)

RÉGION	TYPE D'INTERSEXUÉ	EFFECTIF DE LA POPULATION	ECHANTILLON	NOMBRE D'INTERSEXUÉS	%
Alsace.	Fig. 20 B.	228	228	34	15
	Fig. 20 B.	340	340	11	3
	Fig. 20 B.	462	362	24	5
	Fig. 20 B.	+3 000	523	64	12
	Fig. 20 B.	+3 000	500	77	8
Lattes.	Fig. 20 B.	+1 000	520	8	1,5
Saint-Guilhem.	Fig. 20 C.	63	63	7	11
Espagne.	Fig. 20 A.	+1 000	470	5	1
Fitou.	Fig. 20 B.	435	435	26	6
Salses.	Fig. 20 B et D.	27	27	1	4

L'analyse du tableau précédent montre que les intersexués sont peu fréquents dans les populations. Ils ne se rencontrent d'ailleurs que localement en stations éloignées les unes des autres et sans continuité géographique; ils représentent l'exception, car la grande majo-

rité des populations diploïdes examinées de l'Alsace à la Tunisie sont rigoureusement dioïques. Nous remarquerons aussi que ce sont les intersexués de type femelle qui apparaissent le plus souvent, et encore, seuls les intersexués dont les inflorescences sont du type représenté figure 20, B. L'apparition des intersexués à inflorescence symétrique (fig. 20, D) est aléatoire.

Quel est le déterminisme de l'apparition des intersexués ? Sont-ils la conséquence d'anomalies du développement sous l'action des conditions extérieures ou d'agents pathogènes (origine phénotypique), ou bien représentent-ils des génotypes particuliers ? Afin de résoudre ce problème, une étude expérimentale a été entreprise.

C. — ORIGINE DES INTERSEXUÉS

Pour essayer de déterminer si ces intersexués sont d'origine phénotypique ou génotypique, nous avons reconstitué des populations artificielles, à partir de graines recueillies sur le terrain, dans des populations contenant différentes proportions d'intersexués.

1° Descendance d'une population naturelle présentant une proportion de 5 % d'intersexués. — Sur 500 graines recueillies dans cette population et mises à germer, nous avons obtenu 351 plantes dont 16 étaient intersexuées. Le pourcentage d'intersexués dans la population fille est donc de 4 %. *La population fille a donc reproduit fidèlement la population parentale.* Le pourcentage d'intersexués est resté à peu de chose près le même; de plus, les inflorescences de ces intersexués sont construites comme celles des intersexués de la population mère. Il apparaît donc que les intersexués sont d'origine génotypique.

2° Descendance des individus intersexués de la population. — Sur 200 graines provenant uniquement d'individus intersexués prélevés dans l'ensemble de la population naturelle, donc sans contrôle de fécondation, nous avons obtenu 95 pieds; parmi les pieds femelles, 8 d'entre eux portaient des fleurs mâles, ce qui donne un pourcentage de 8,4 %.

Cette proportion est plus élevée que celle de l'ensemble de la population. La descendance des intersexués, prise séparément, accuse une augmentation faible du nombre des intersexués. Elle est en majorité composée de mâles et de femelles en nombre égal, donc nettement dioïque. Cette expérience confirme l'origine génotypique des intersexués, puisqu'on augmente leur nombre par sélection : elle montre d'autre part que la monœcie, chez les dioïques, ne se maintient qu'à un faible taux, car des graines provenant d'intersexués redonnent des individus en majorité dioïques. Les combinaisons génétiques dont elle dépend sont peu répandues ou instables. Chez les intersexués, étant donné que les fleurs mâles apparaissent tardivement dans l'inflores-

cence, le pourcentage d'autofécondation est faible. Ceci peut expliquer que par sélection, leur nombre reste faible. Par contre, chez les très rares individus dont l'inflorescence contient un grand nombre de fleurs mâles (type fig. 20, D), dans la mesure où il n'y aurait pas d'auto-incompatibilité, on peut penser que de nombreuses graines proviennent d'autofécondation. Dans ce cas, il est important de savoir dans quelle mesure l'intersexualité peut se maintenir d'une génération à l'autre.

3° Descendance d'un intersexué à inflorescence construite sur le type de la figure 20 D. — Sur 100 graines recueillies sur un tel individu prélevé en fruits dans une population naturelle, nous avons obtenu 56 pieds, 34 étaient mâles et 22 femelles. Parmi ces femelles, 12 étaient intersexuées, ce qui donne une proportion de 21 %. Alors que dans les expériences précédentes, le nombre des mâles par rapport aux femelles et aux intersexués restait sensiblement le même, ici, la descendance accuse une augmentation significative du nombre des mâles, ce qui prouve que l'individu parental est un génotype particulier.

De plus, aucun des individus intersexués n'a reproduit le type parental à inflorescence symétrique, mais seulement une inflorescence irrégulière du type représenté figure 20, B. Chez ces derniers, les fleurs mâles apparaissent tardivement, si bien que leur autofécondation est difficile, voire impossible; n'ayant jamais obtenu par sélection des individus intersexués à inflorescence régulière, nous n'avons pu savoir si une autofécondation rigoureuse n'assurait pas leur reproduction. De nombreux auteurs ont autofécondé des *M. annua* portant des fleurs des deux sexes : ils ont obtenu la reproduction du type parental, mais dans la plupart des cas, bien des indices prouvent qu'il s'agissait de polyploïdes. De cet ensemble de faits, il apparaît que la descendance des intersexués est hétérogène : *chez les diploïdes, seule la diœcie est stable*. Aucun des individus intersexués n'est d'origine phénotype, puisqu'ils réapparaissent avec une fréquence égale de génération en génération. L'analyse de leur propre descendance ainsi que celle des populations où ils se manifestent montrent qu'il s'agit de génotypes particuliers dérivant de recombinaisons ou de mutations rares qui ne se maintiennent qu'à un très faible taux dans les populations naturelles.

La place, au fond peu importante qu'occupent les intersexués dans les populations, l'hétérogénéité de leur descendance, la variabilité du plan de leur inflorescence sur un même individu, ainsi que la régularité de la ségrégation des sexes mâle et femelle, qui n'est pas sensiblement affectée par la présence des intersexués, montrent bien que les *Mercuriales annuelles diploïdes ne sont jamais monoïques*. Le taxon à $2x = 16$ est avant tout caractérisé par la stabilité de sa diœcie.

II. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

Outre la structure de l'inflorescence, les caractères de l'appareil végétatif varient beaucoup chez les diploïdes. Ces variations affectent principalement la feuille, les carpelles et la ramification.

1° La feuille.

1° *Le limbe.* — Le limbe foliaire peut être oblong (fig. 22, A), plus ou moins lancéolé (fig. 22, B) ou cordiforme (fig. 22, C). La croissance n'affecte pas la forme générale du limbe qui reste la même quel que soit l'âge de la feuille.

La forme générale de celle-ci peut être facilement analysée par la valeur de l'angle formé par l'axe-nervure principal avec la base du limbe. Lorsque cet angle est inférieur à 30° , la feuille est cordiforme ou oblongue; lorsqu'il est supérieur à 45° , elle est lancéolée. Il existe tous les intermédiaires entre ces types de feuilles.

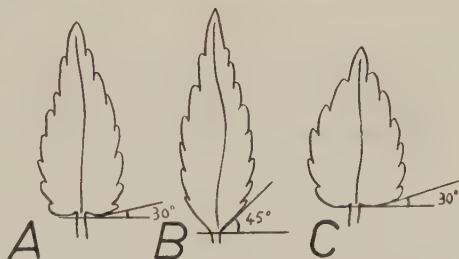
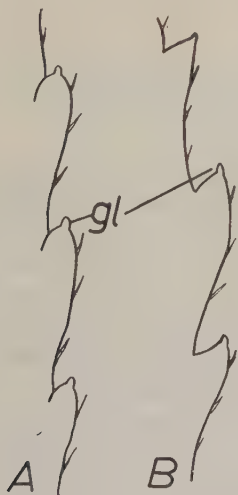


FIG. 22. — Divers types de feuilles chez les diploïdes.

A, oblongue; B, lancéolée; C, cordiforme.



2° *Dents et pilosité.* — La marge foliaire est presque toujours dentée; les feuilles entières sont très rares. Le nombre des dents varie d'un individu à l'autre (3 à 15), mais peu sur un même pied.

Elles peuvent présenter plusieurs aspects qui ne se manifestent que sur des individus différents. Leur forme n'étant pas sensiblement modifiée par les conditions de croissance, elles représentent un

FIG. 23. — Deux types extrêmes de dents foliaires. A, arrondies et recouvrantes; B, profondes et aiguës (gl, glandes).

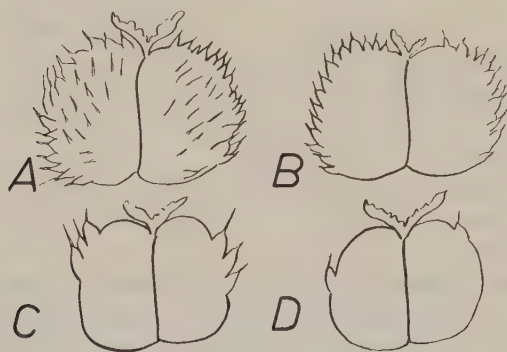
caractère systématique: elles peuvent être arrondies, plus ou moins recouvrantes (fig. 23, A), ou bien profondes et aiguës (fig. 23, B); plus rarement, elles sont à peine marquées. Toutes sont terminées par une glande plus ou moins prononcée.

La marge foliaire est le plus souvent ciliée ainsi que le limbe. Dans certaines populations, les individus présentent une réduction de la ciliature marginale, d'autres encore peuvent être entièrement glabres.

3° Couleur. — Les différences de la couleur foliaire, du vert clair au vert foncé, se manifestent surtout d'une population à l'autre.

2° Le carpelle.

La forme des carpelles varie peu, mais leur taille et, par conséquent, celle des graines qu'ils contiennent, changent d'une population à l'autre. Ces carpelles sont muriqués : le long de la suture latérale,



=====

FIG. 24.

Quatre types de carpelles, plus ou moins muriqués.

=====

ils sont munis de dents aiguës et triangulaires plus ou moins nombreuses (fig. 24, A, B, C, D). Ces carpelles portent généralement deux sortes de cils : les uns très fins et insérés directement sur la paroi (fig. 25, A); les autres, au contraire, sont les terminaisons effilées des dents latérales (fig. 25, B).



FIG. 25. — Cils carpel-laires. A, insérés directement sur la paroi de la capsule; B, fixés sur une dent carpellaire.

3° Taille et ramification.

La taille des pieds peut être comprise entre 5 ou 6 cm et plus de 60 cm; un tel intervalle de variation est rarement atteint à l'intérieur d'une même population. Dans la majorité des cas, la tige principale est la plus développée; elle est plus haute que les ramifications latérales qui sont généralement dressées (fig. 26, A). Dans d'autres populations, au contraire, les ramifications secondaires sont aussi développées, ou même plus, que la tige principale. Le port est dans ce cas plus ou moins étalé, les ramifications secondaires étant plus horizontales (fig. 26, B). Le port de la plante peut être exprimé

quantitativement par le rapport de longueur entre l'axe principal (fig. 26, *P*) et le premier rameau latéral prenant naissance à l'aisselle du premier verticille foliaire (fig. 26, *R*). Cette valeur a été établie

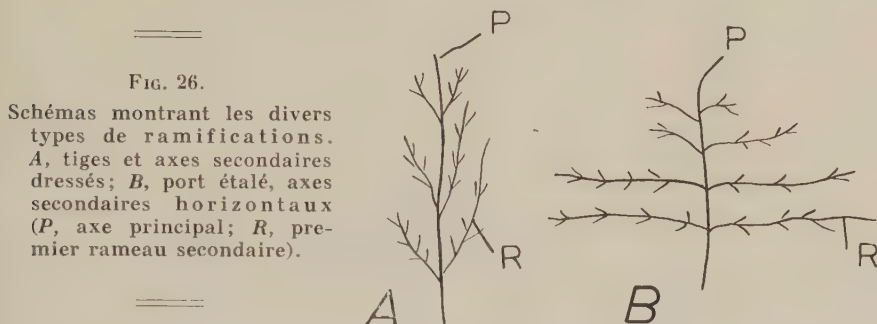


FIG. 26.

Schémas montrant les divers types de ramifications. *A*, tiges et axes secondaires dressés; *B*, port étalé, axes secondaires horizontaux (*P*, axe principal; *R*, premier rameau secondaire).

pour la réalisation des diagrammes de dispersion symbolique d'ANDERSON : le rapport $\frac{\text{Longueur R}}{\text{Longueur P}}$ est porté en abscisse, en ordonnée est porté le rapport $\frac{\text{Longueur du pétiole}}{\text{Longueur du limbe}}$ (1).

La variation des caractères, tels que forme des feuilles, nombre et type des dents marginales, degré de pilosité carpellaire ou foliaire, est exprimée par des métroglyphes (fig. 27).

III. — ANALYSE DES POPULATIONS NATURELLES DIPLOÏDES

Les *Mercuriales* annuelles diploïdes sont généralement nitrophiles; elles occupent la plupart du temps des biotopes anthropogènes tels que cultures, jachères, bords des chemins, décombres, etc. À côté de ces stations, le diploïde colonise aussi des biotopes rocheux. Les stations rocheuses à *Mercuriales* peuvent se diviser en deux séries : les biotopes où l'influence humaine est encore marquée, quoique moins nettement que dans les biotopes anthropogènes (ils sont généralement situés près des cultures), et les biotopes nettement rocheux où l'on ne trouve plus trace de l'influence humaine.

Étant donné la grande étendue de l'aire du diploïde et la diversité de ses biotopes, les prospections sur le terrain ont montré que les variations du phénotype n'étaient perceptibles que sur des distances assez considérables; aussi, dans l'étude qui va suivre, avons-nous procédé à un échantillonnage de 23 populations prélevées au hasard dans différents biotopes de l'Alsace à la Tunisie. Nous y rechercherons la

(1) Ce rapport est sensiblement constant sur un même individu.

		<i>faible</i>	<i>moyenne</i>	<i>forte</i>
<i>Pilosité</i> {	<i>foliaire</i>	○	○	○
	<i>carpellaire</i>	♀	♀	♀

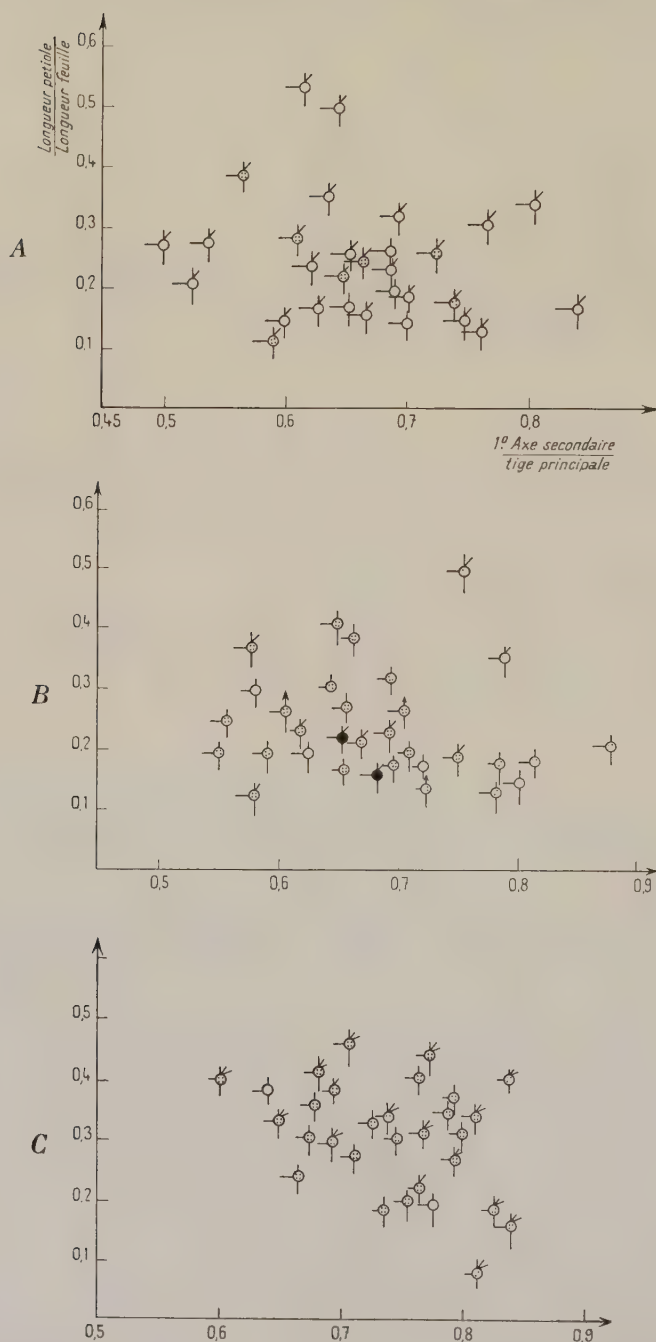
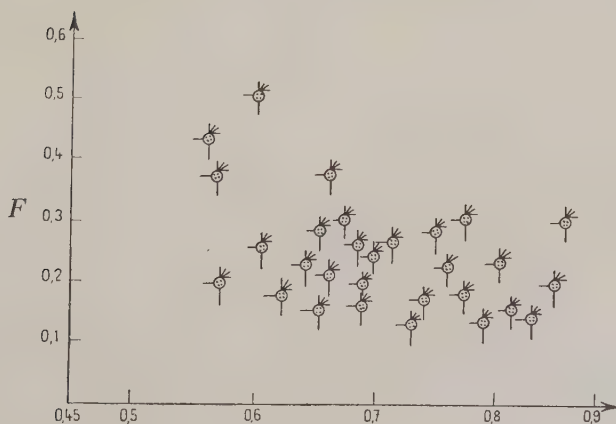
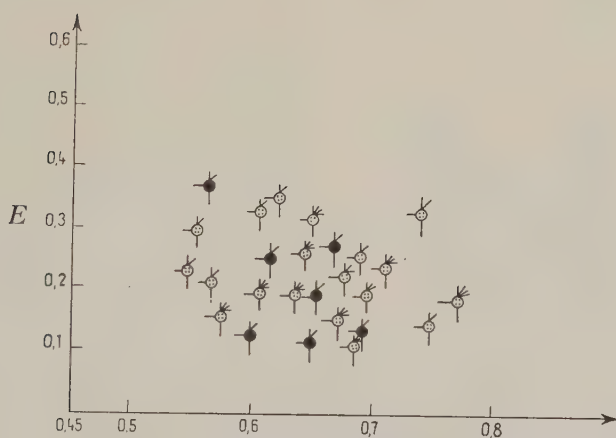
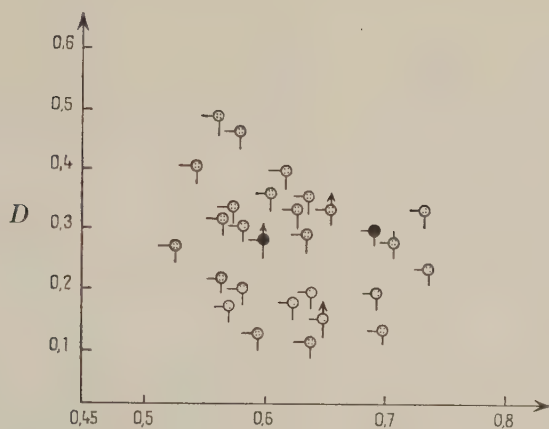


FIG. 27, A à F. — Diagramme de dispersion symbolique de six populations anthropogènes. A, Alsace; B, Saint-Guilhem-le-désert; C, Pise; D, Naples; E, Sousse; F, Oued Mellah (Tunisie).

Feuilles	cordiformes		lancéolées		oblongues	
	○		●		⊗	
	$N < 5$	$5 < N < 8$	$8 < N < 12$	$12 < N < 15$	$N > 15$	
Dents	○		♂		♂	
	arrondies recouvrantes		aiguës		profondes	



variation des caractères morphologiques précédemment décrits par la méthode des diagrammes de dispersion symbolique d'ANDERSON, afin d'essayer de mettre en évidence des subdivisions spécifiques ou infra-spécifiques à l'intérieur de cet important groupe.

Pour la clarté de notre exposé, nous allons d'abord décrire les populations des biotopes anthropogènes, puis celles des biotopes rocheux où s'exerce encore l'influence humaine, enfin, les populations nettement saxicoles.

1° Biotopes anthropogènes.

Ces diploïdes ont été récoltés dans les régions suivantes :

Alsace : Plaine de Colmar.

Fitou (Aude) : Cultures.

Grenoble : Cultures.

Lattes (Hérault) : Cultures.

Saint-Guilhem-le-désert : Cultures.

Venise : Cultures.

Pise : Cultures et décombres.

Sousse (Tunisie) : Cultures et jachères.

Tunis : Cultures et jachères.

Naples : Cultures.

Calabre : Cultures.

Oued Mellah (Tunisie) : Cultures, bords des chemins, haies.

Les diagrammes de dispersion symbolique, dont 6 sont reproduits (fig. 27), témoignent d'une



FIG. 28. — Les feuilles chez les diploïdes anthropogènes. *a*, Venise ; *b*, Grenoble ; *c*, Alsace ; *d*, Tunis ; *e*, Naples ; *f*, Oued Mellah (Tunisie) ; *g*, Sousse, population nettement polymorphe ; *h*, Pise, population à polymorphisme foliaire.

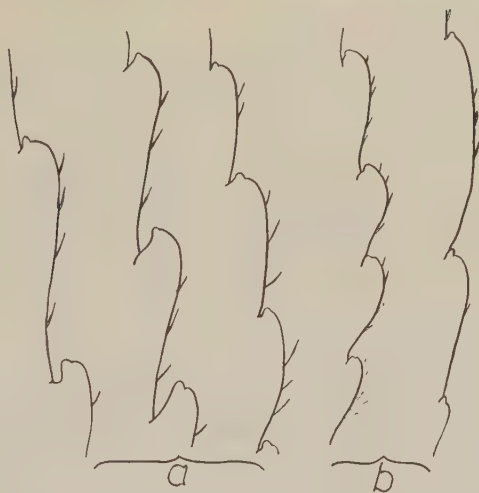
faible variation du phénotype, malgré l'étendue du territoire. La plupart des populations ont de nombreux caractères communs.

Cependant, une variation nette affecte la forme des feuilles. Elles sont plus ou moins cordiformes (fig. 28, *a*) à Venise, allongées à Sousse ou Naples (fig. 28, *e*, *g*) ou plus ou moins oblongues (fig. 28, *b*, *c*, *d*) en Alsace, à Grenoble et à Fitou. Il existe même un polymorphisme foliaire à l'intérieur d'une même population (Sousse, fig. 28, *g*) (Pise, fig. 28, *h*).

FIG. 29.

Les dents marginales foliaires des diploïdes anthropogènes.

a, Sousse; *b*, Pise.
La forme des dents est arrondie, plus ou moins recouvrante.



Parallèlement, le nombre des dents marginales peut être de 5 (fig. 28, *e*) dans les populations de la région de Naples, 7 (fig. 28, *b*, *c*, *d*), et atteint 20 (fig. 28, *f*) dans les populations de l'Oued Mellah.

Bien que leur nombre soit variable, la forme des dents reste cons-

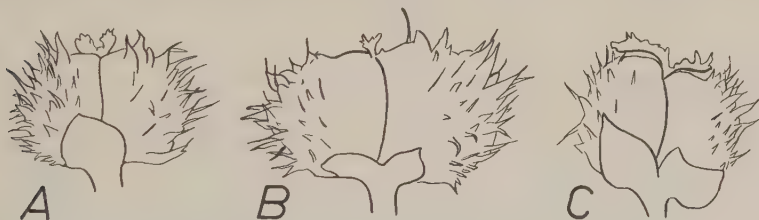


FIG. 30. — Carpelles fortement muriqués et nettement ciliés des anthropogènes.
A, Venise; *B*, Alsace; *C*, Tunisie.

tante, même dans les populations polymorphes (fig. 29, *a*, *b*) : elles sont arrondies, plus ou moins recouvrantes. La couleur des feuilles est très peu variable, généralement vert glauque.



FIG. 31. — Boutons floraux pyramidaux chez les anthropogènes.
A, Alsace; *B*, Venise.

Les carpelles sont fortement muriqués et nettement ciliés (fig. 30, *A*, *B*, *C*).

Dans toutes ces populations, le port est dressé; la taille moyenne

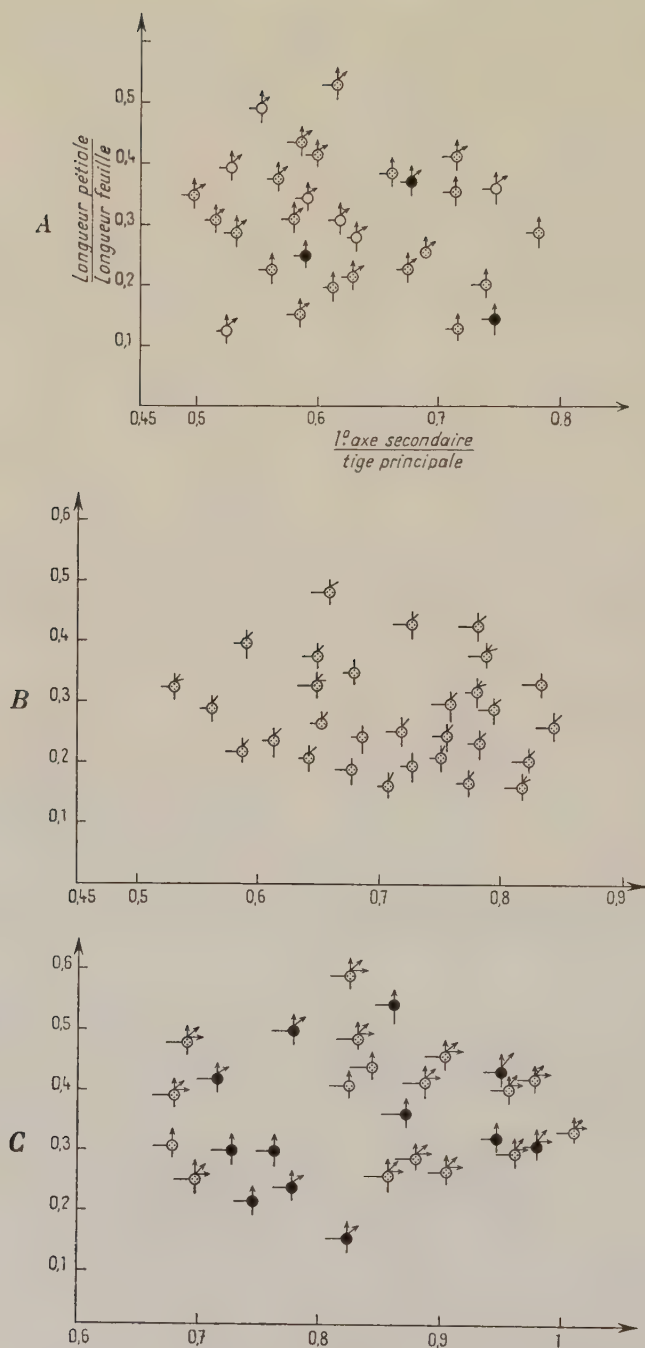


FIG. 32. — Diagramme de dispersion symbolique de trois populations saxicoles anthropogènes. A, Montechiaro; tous les autres diagrammes de cette série de populations sont, à peu de chose près, semblables à celui-ci. Seuls se différencient celui de Saint-Guilhem (B) par ses caractères morphologiques, et celui du Cap Bon (C) par ses normes biométriques. (Légende des symboles : voir fig. 27.)

varie entre 30 (Fitou) et 60 cm (Pise). Ces diploïdes ne sont donc jamais nains.

Les boutons floraux mâles sont pyramidaux, quelle que soit la région d'où provient la population (fig. 31, A, B); leurs arêtes sont plus ou moins aiguës.

Le nombre des fleurs des inflorescences mâles et femelles est constant. Le nombre des glomérules cymeux de l'inflorescence mâle n'est jamais inférieur à 5; celui des fleurs femelles de la cyme scorpioïde femelle jamais inférieur à 4.

2° *Diploïdes anthropogènes-saxicoles.*

Comme l'indique la liste suivante, ces biotopes sont l'exception en France; par contre, en Italie, au Sud de Naples, en Sicile et en Tunisie du Nord, ils sont aussi fréquents que les biotopes anthropogènes et très voisins de ces derniers :

Saint-Guilhem-le-désert : Calcaire dolomitique.

Minturno : Calcaire dolomitique.

Syracuse : Calcaire dolomitique.

Calabre : Rochers éruptifs et silice.

Pompéi : Trachyte.

Calabre : Calcaire dolomitique.

Catane (Sicile) : Basalte.

Montechiaro (Sicile) : Gypse.

Porto Empedocle (Sicile) : Gypse.

Cap Bon (Tunisie) : Calcaire.

Comme le montrent les diagrammes de dispersion symbolique de ces populations (fig. 32 et 41), des différences morphologiques signi-

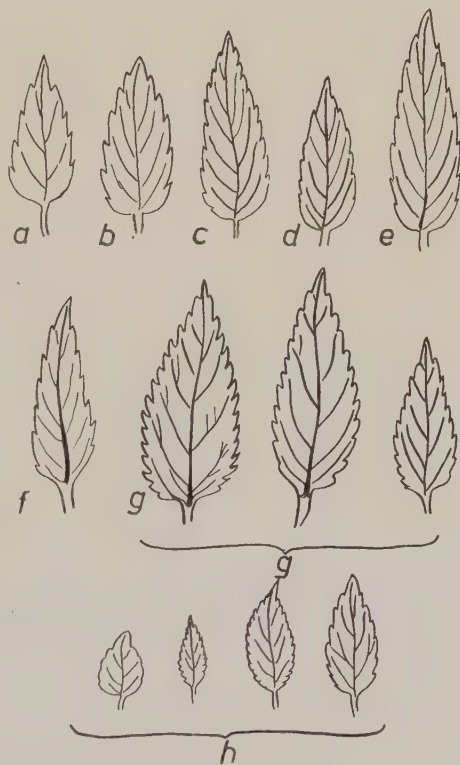


FIG. 33. — Variations des formes foliaires dans les populations saxicoles anthropogènes. a, Catane (Sicile); b, Calabre; c, Pompéi; d, Calabre; e, Montechiaro; f, Minturno; g, Cap Bon (population polymorphe); h, Saint-Guilhem-le-désert (population polymorphe).

ficatives n'apparaissent pas en fonction du substrat, les diagrammes se recoupent partiellement les uns les autres, et la variation est continue.

Dans les populations de ces biotopes, les feuilles sont généralement

oblongues, à limbe étroit (fig. 33, *a, b, c, d, e*), rarement lancéolées (fig. 33, *f, g*); il n'y a pas de polymorphisme foliaire accusé à l'intérieur d'une même population; pourtant, au Cap Bon (fig. 33, *g*) et à Saint-Guilhem-le-désert (fig. 33, *h*), deux (Cap Bon) ou plusieurs (Saint-Guilhem) types foliaires peuvent se rencontrer.

Le nombre des dents marginales est généralement faible (4 à 7),

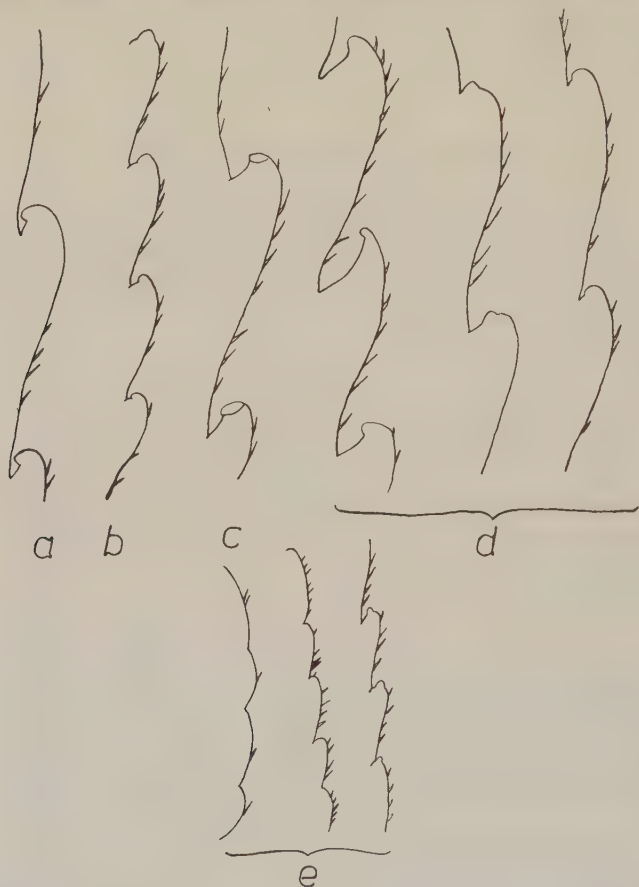


FIG. 34. — Variation de la forme des dents marginales chez les anthropogènes saxicoles. *a*, Minturno; *b*, Syracuse (Sicile); *c*, Calabre; *d*, Cap Bon (polymorphisme); *e*, Saint-Guilhem (polymorphisme).

sauf au Cap Bon où il oscille entre 9 et 15, et Saint-Guilhem où il varie de 4 à 12.

Dans le Sud de l'Italie et en Sicile, les dents foliaires sont nettement plus marquées que chez les anthropogènes proprement dites (fig. 34, *a, b*). Elles peuvent être aiguës (fig. 34, *c*). Comme pour la forme des feuilles et le nombre des dents foliaires, le polymorphisme affecte aussi la forme des dents des populations du Cap Bon et de Saint-Guilhem. Elles sont plus ou moins aiguës ou arrondies (Saint-

Guilhem, fig. 34 *e*) ou même très profondes (fig. 34, *a*) au Cap Bon.

La ciliature carpellaire est généralement plus réduite que chez les anthropogènes non saxicoles (fig. 35, *a*, *b*) et localisée sur la partie

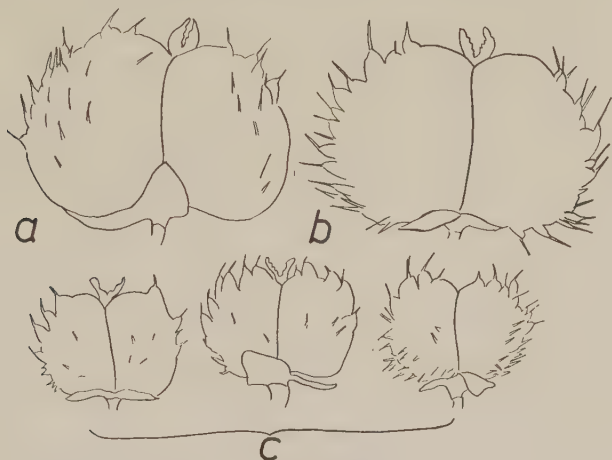


FIG. 35. — Carpelles des anthropogènes-saxicoles.
a, Syracuse (Sicile); *b*, Calabre;
c, Saint-Guilhem-le-désert (polymorphisme).

ventrale de la capsule. A Saint-Guilhem, le polymorphisme affecte aussi la pilosité carpellaire (fig. 35, *c*).

Dans ces populations, le port est dressé, sauf au Cap Bon où les



FIG. 36. — Différentes formes de boutons floraux mâles.
a, Calabre (arrondis); *b*, Cap Bon (allongés).

plantes à feuilles profondément dentées sont étalées. A Saint-Guilhem, les pieds sont plus petits que d'ordinaire (6 à 30 cm); de plus, comme on peut le voir sur nos figures, les feuilles et les carpelles sont, eux aussi, plus petits.

Les boutons mâles varient aussi. Ils sont soit arrondis (fig. 36, *a*), soit allongés (fig. 36, *b*).

Les normes inflorescentielles sont les mêmes que pour les populations des biotopes anthropogènes.

3° *Diploïdes nettement saxicoles.*

Les stations de cette sorte sont très rares. Nous n'en avons trouvé que deux dans le Sud-Est de la France : une à Salses, dans les ravins de calcaire dolomitique d'exposition Sud, et une autre dans les gorges d'une rivière de l'Hérault, la Mosson; ces gorges ont la même exposition Sud que les ravins de Salses. Ces *Mercuriales* ne croissent qu'au sein de certaines associations saxicoles, notamment l'association à

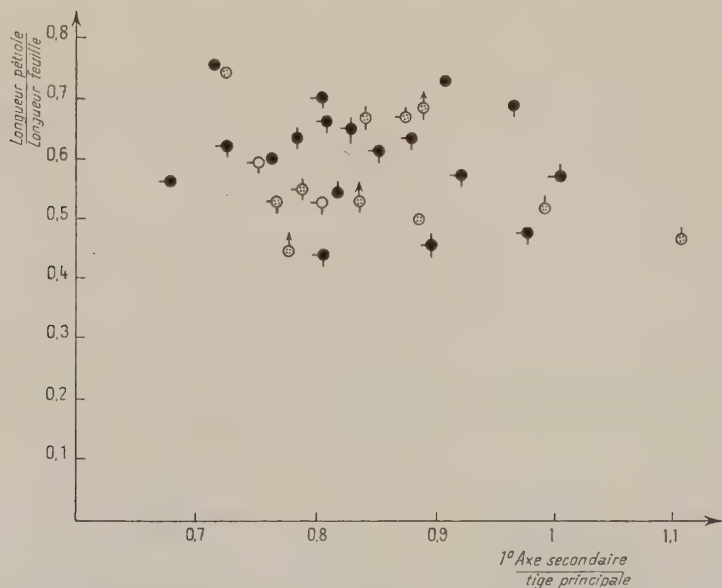


FIG. 37. — Diagramme de dispersion symbolique des saxicoles du ravin de Salses. (Légende des symboles : voir fig. 27.)

Phagnalon sordidum L. et *Asplenium glandulosum* Lois. (BRAUN-BLANQUET, 1952).

Comme l'indique le diagramme de dispersion (fig. 37), la forme des feuilles des individus de ces deux populations est variable; elles sont soit oblongues (fig. 38, A), soit lancéolées (fig. 38, B, C, D); mais le type lancéolé est nettement prépondérant.

Les dents foliaires sont en nombre très faible, soit peu profondes et à peine marquées (fig. 39, A), non recouvrantes, soit aiguës (fig. 39, B). Ces dernières sont les moins fréquentes. Il existe quelquefois des feuilles entières (fig. 38, D).

La ciliature marginale est très réduite, les feuilles glabres sont prédominantes. Leur couleur est d'un vert nettement plus foncé que celui des autres diploïdes.

Les carpelles sont de petite taille, très faiblement muriqués et glabres (fig. 40, A, B, C).

Le port est très particulier, les ramifications secondaires sont, la plupart du temps, aussi développées que la tige principale, ce qui

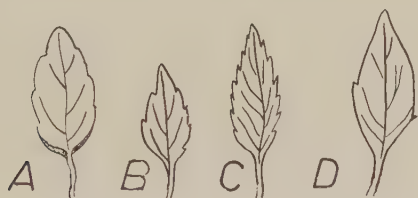


FIG. 38. — Polymorphisme foliaire des diploïdes saxicoles.



FIG. 39.

Dents des diploïdes saxicoles.
A, peu marquées; B, profondes.



FIG. 39.

donne à la plante un port caractéristique. La taille est comprise entre 6 et 18 cm; ces plantes sont donc naines.

Les inflorescences sont réduites, les mâles n'ont que trois glomé-



FIG. 40. — Carpelles peu dentés et glabres des diploïdes saxicoles.

rules cymeux au plus, les femelles qu'une ou deux fleurs dans la cyme latérale.

Des différences notables séparent donc ces Mercuriales des deux autres groupes. Si l'on reporte sur un diagramme unique (fig. 41) l'ensemble des populations étudiées, *il apparaît clairement que parmi les diploïdes, les saxicoles du Sud-Est de la France sont les seules à se séparer nettement des autres populations.* Parmi ces dernières, les

saxicoles anthropogènes du Cap Bon et de Saint-Guilhem se singularisent aussi dans une certaine mesure, sans cependant se détacher complètement de l'ensemble. Chez tous les autres diploïdes, les amplitudes de variations interfèrent; il existe tous les intermédiaires entre les types extrêmes : la variation est continue, c'est-à-dire clinale.

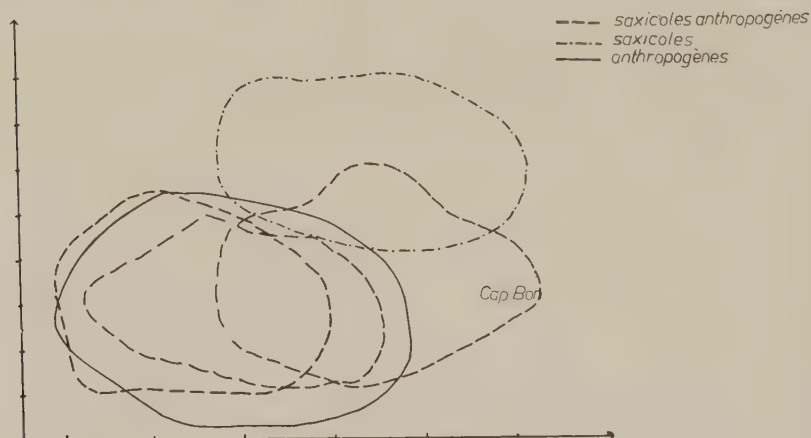


FIG. 41. — Schéma général de la variation des diploïdes; remarquer que les anthropogènes et les saxicoles anthropogènes se recoupent, seule la population du Cap Bon se détache un peu; par contre, on remarquera la singularité très nette des saxicoles.

IV. — SIGNIFICATION DU POLYMORPHISME DANS LE GROUPE DIPLOÏDE

1° Bases génotypiques du polymorphisme.

Les différences très nettes qui séparent les saxicoles du Sud-Est de la France des autres populations sont-elles le résultat de l'influence du milieu, ou relèvent-elles de différences génotypiques ?

Pour résoudre ce problème, nous avons effectué deux séries d'expériences. Nous avons tout d'abord réalisé des cultures en plate-bande, dans des conditions aussi constantes que possible, puis des transplantations réciproques entre plantes de biotopes anthropogènes et rocheux.

A partir des graines provenant des populations des biotopes rocheux du Sud-Est de la France, nous avons obtenu des populations artificielles, les unes ensoleillées pendant toute la journée, les autres ombragées et n'ayant pas plus de deux ou trois heures d'ensoleillement par jour. Une humidité constante du sol est maintenue par un arrosage suffisant. Les cultures sont échelonnées pendant six mois

de l'année, du printemps à l'automne. Les conditions créées sont très différentes de celles du biotope naturel : ce sont celles d'un jardin que les *Mercuriales* anthropogènes affectionnent particulièrement.

Dans un tel biotope, le nanisme des *Mercuriales* saxicoles n'est pas conservé : la taille moyenne, sans variation importante d'individu à individu, est de 25 cm. Le port reste identique car la ramification est serrée, le rapport du nombre de nœuds à la hauteur est le même.

La surface du limbe foliaire (longueur et largeur) est augmentée, surtout chez les plantes cultivées à l'ombre.

Par contre, la couleur, le nombre des dents, la ciliature foliaire et carpellaire, la taille des carpelles, des graines et des fleurs mâles, ainsi que les inflorescences réduites sont rigoureusement conservés. Les variations de la forme des feuilles sont aussi les mêmes que dans les biotopes d'origine : il y a prédominance du type lancéolé.

Autrement dit, les cultures en biotopes anthropogènes des *Mercuriales* saxicoles provenant du Sud-Est de la France n'entraînent pas de changement des caractères morphologiques qui nous ont permis de les séparer des autres. *Leur phénotype paraît peu influençable par les conditions écologiques* : il ne s'agit que de modifications quantitatives de la tige et des feuilles qui sont plus développées que dans la population-mère.

Parallèlement, des cultures à partir de graines des autres diploïdes ont été réalisées dans les mêmes conditions. Parmi ces dernières, certaines ne subissent pas une modification sensible de leur biotope (les anthropogènes), d'autres, les saxicoles du Sud de l'Italie, sont soumises à des conditions écologiques très différentes.

Les populations que nous avons cultivées sont les suivantes :

Alsace : Cultures.

Grenoble : Cultures.

Pise : Cultures et décombres.

Venise : Cultures.

Oued Mellah : Cultures, bords des chemins, haies.

Saint-Guilhem-le-désert : Calcaire dolomitique.

Cap Bon : Calcaire.

Montechiaro : Gypse.

Syracuse : Calcaire dolomitique.

Catane : Basalte.

Pour les populations provenant des biotopes anthropogènes, la forme générale des feuilles, la couleur, la forme et le nombre des dents marginales ne sont pas modifiés et reproduisent les types parentaux. La taille est sensiblement la même et les différences de développement entre les individus sont peu importantes. Seul, le limbe foliaire est plus large, lorsque les plantes sont cultivées à l'ombre, tandis qu'il est plus étroit, si les cultures sont très ensoleillées.

Les *Mercuriales* provenant des rochers où s'exerce encore l'influence de l'homme accusent un plus grand développement des axes et des feuilles que dans la nature, mais elles conservent la totalité de leurs caractères différentiels : forme, nombre des dents et pilosité foliaire, pilosité carpellaire, forme des boutons floraux. Ces faits sont très nettement établis, lorsqu'on analyse la descendance des populations naturelles à polymorphisme foliaire (*Pise*) : on obtient le même poly-

morphisme, avec des proportions variables toutefois, aisément explicables par le faible taux de germination et l'effectif assez réduit des populations artificielles.

En contrepartie, les populations originaires de biotopes anthropogènes ont été transplantées dans les biotopes rocheux du Sud-Est de la France. Le taux de germination est très faible, les plantes se développent mal, restent naines, mais peu ramifiées; elles jaunissent rapidement. Pourtant, la totalité de leurs caractères différentiels est conservée: la forme de limbe foliaire, le nombre et la forme des dents, la taille et la pilosité des carpelles, ainsi que le développement important des inflorescences mâles et femelles ne sont pas modifiés.

A la suite de ces expériences montrant que, quelles que soient les conditions de cultures, la majorité des caractères différentiels des diverses populations sont conservés, nous pouvons conclure que *les différences morphologiques observées ne sont pas le fait d'écophores, mais ont une origine génotypique; elles témoignent d'une diversité biotypique chez les diploïdes.*

2° Systématique des diploïdes.

Nous venons de voir que des caractères morphologiques génotypiques bien tranchés nous ont permis de distinguer, chez les diploïdes, deux séries de populations. Les unes sont cantonnées dans le Sud-Est de la France; les autres, présentant une variation clinale de leurs caractères, colonisent de nombreux biotopes et couvrent un territoire étendu, du Nord de l'Europe à la Tunisie.

Cette distinction a-t-elle une valeur systématique? Peut-elle se traduire par une différenciation en espèces ou sous-espèces? D'autre part, le polymorphisme clinal observé dans la deuxième série de populations permet-il de fractionner cet ensemble en unités subordonnées?

Afin de résoudre ce problème, et surtout de savoir par quelle voie ce polymorphisme a pris naissance, nous avons entrepris une série de croisements entre individus des populations déjà étudiées.

Nous avons choisi deux populations prélevées sur les limites de l'aire du diploïde, l'une au Nord, en Alsace, l'autre au Sud, en Tunisie. En effet, dans ces deux régions, les climats sont très différents. L'Alsace est soumise à un climat continental avec période de gel hivernale excluant les annuelles en saison froide; en Sicile et en Tunisie, c'est le contraire, pendant la période de sécheresse estivale, les annuelles sont éliminées. Donc leurs cycles de végétation dans ces deux régions sont opposés: ainsi, des barrières d'isolement pourraient avoir pris naissance à l'intérieur du groupe diploïde, et le polymorphisme observé pourrait aisément s'expliquer par la réduction des échanges géniques entre ces populations.

Nous avons donc croisé réciproquement les deux premières populations choisies, puis nous avons croisé chacune d'elles avec une série

d'autres populations de position géographique intermédiaire et d'affinités écologiques différentes. Nous avons utilisé dix à douze pieds femelles de chacune de ces dernières, tandis que les populations d'Alsace et de Tunisie fournissaient le pollen. Les croisements effectués sont les suivants :

<i>Alsace</i> (Cultures) × <i>Tunisie</i> (Cultures).	<i>Mosson</i> (Saxicoles)	} × <i>Tunisie</i> .
<i>Tunisie</i> (Cultures) × <i>Alsace</i> (Cultures).	<i>Grenoble</i> (Cultures)	
<i>Lattes</i> (Cultures)	<i>Lattes</i> (Cultures)	
<i>Grenoble</i> (Cultures)	<i>Fitou</i> (Cultures)	
<i>Mosson</i> (Saxicoles)	<i>Saint-Guilhem-le-désert</i>	
<i>Saint-Guilhem-le-désert</i>	(Saxicoles anthropogènes)	
<i>Saint-Tropez</i> (Saxicoles anthropogènes)	<i>Saint-Tropez</i> (Saxicoles anthropogènes)	
} × <i>Alsace</i> .	<i>Venise</i> (Cultures)	
	<i>Catane</i> (Saxicoles anthropogènes)	
	<i>Montechiaro</i> (Gypse)	
	<i>Syracuse</i> (Calcaire)	
	<i>Sousse</i> (Cultures)	

Dans chaque croisement, les fécondations s'opèrent normalement; les graines sont rapidement formées après pollinisation, ce qui prouve qu'il n'y a pas d'incompatibilité entre les différentes populations et que s'il y a des barrières d'isolement, elles sont situées à un autre niveau.

Parmi les hybrides de première génération, on distingue une majorité d'individus fertiles : ils forment des graines très rapidement. Ce sont les hybrides issus des croisements suivants :

Alsace × Tunisie et inversement; Grenoble, Lattes, Fitou, Saint-Guilhem, Saint-Tropez, Venise, Catane, Montechiaro, Syracuse, Sousse croisées par Alsace et par Tunisie.

Comme on peut le constater, ils proviennent tous de croisements entre diploïdes de la série de populations polymorphes et d'aire étendue. Par contre, les hybrides issus des saxicoles du Sud-Est de la France (Mosson) sont, soit entièrement stériles, soit à fertilité très réduite.

Ainsi, les saxicoles, déjà singularisés par leur morphologie, confirment-ils leur originalité par la formation d'hybrides stériles avec l'autre groupe.

A. — HYBRIDES FERTILES : MERCURIALIS ANNUA L. SENSU STRICTO

1° Etude de la F_1 et de la F_2 . — Etant donné que pour les hybridations, deux pollens seulement ont été utilisés (Alsace et Tunisie), le phénotype des hybrides F_1 varie peu; leurs caractères morphologiques ne s'écartent pas de ceux du parent utilisé comme mâle; seule la forme des feuilles et de la dentelure marginale peut pré-

senter divers aspects. Lorsque les deux parents ont des feuilles peu dentées, ce caractère se trouve dans la F_1 (Grenoble $\times$ Alsace, fig. 42, A). Si l'un des deux parents porte des feuilles à dents nom-

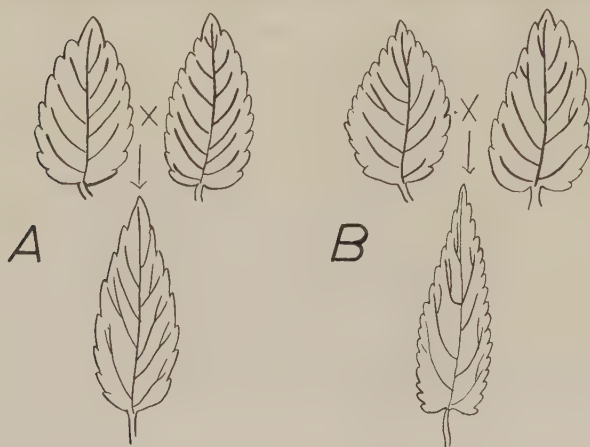


FIG. 42.

F_1 de parents semblables à dentelure faible (Grenoble $\times$ Alsace) en A; et de parents dissemblables (Venise $\times$ Tunisie, B), une dentelure foliaire développée est dominante.

breuses, ce caractère est dominant et l'hybride est fortement denté (Venise $\times$ Tunisie, fig. 42, B). Lorsque la forme du limbe diffère chez les deux parents, le limbe foliaire de l'hybride est intermédiaire ou bien il possède une feuille de type nouveau (Venise $\times$ Tunisie, fig. 42, B). Tous les autres caractères

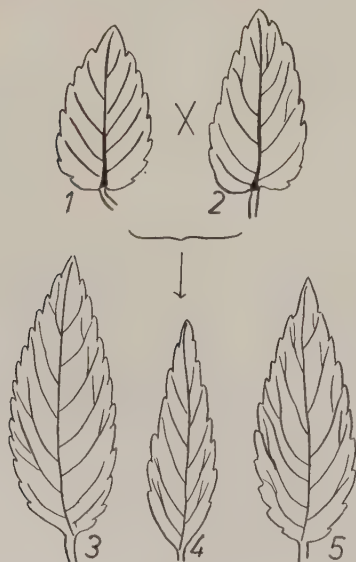


FIG. 43.

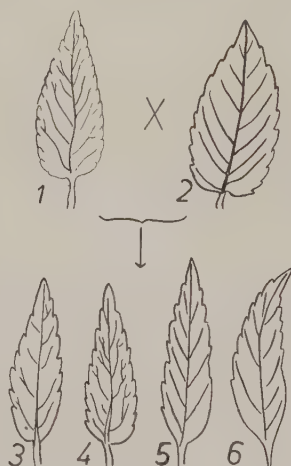


FIG. 44.

FIG. 43. — F_2 (3, 4, 5) de parents semblables faiblement dentés (Grenoble $\times$ Tunisie); la dentelure est élevée dans la F_2 .

FIG. 44. — F_2 (3, 4, 5, 6) de parents dissemblables (Saint-Guilhem saxicole anthropogène $\times$ Alsace); la dentelure importante de Saint-Guilhem disparaît à la F_2 (5, 6, variants nouveaux).

tères sont ceux du parent utilisé comme mâle, notamment la pilosité. Les pilosités moyennes et réduites n'apparaissent pas.

Outre ces caractères morphologiques, une propriété physiologique remarquable apparaît chez ces hybrides. Toutes les graines de la F_1 germent à un taux beaucoup plus élevé (80 à 100 %) que celui des parents. L'augmentation du taux de germination des hybrides nous a incité à penser que la germination est génétiquement contrôlée.

La méiose étudiée dans les cellules-mères des grains de pollen est très régulière, de même que la fertilité est élevée. Toutes les fleurs femelles (100 %) sont fécondées et forment rapidement des graines donnant une F_2 .

A l'inverse des F_1 dont le phénotype est homogène, toutes les F_2 présentent une grande diversité. Elle affecte de nombreux caractères (pilosité foliaire et carpellaire, taille, etc.), mais les plus facilement analysables sont la forme des feuilles et la dentelure marginale.

Quel que soit le degré de similitude (Grenoble $\times$ Alsace) ou de dissemblance (Venise $\times$ Alsace) entre les parents, la variation des formes foliaires chez les hybrides F_2 est toujours très grande. Ainsi, dans les ségrégations complexes (fig. 43, 3, 4, 5) de la F_2 de parents à feuilles peu dentées (Grenoble $\times$ Tunisie, fig. 43, 1, 2), apparaissent des formes dont les dents foliaires sont nombreuses, donc très différentes des types parentaux.

Si les parents sont à feuilles dissemblables (Saint-Guilhem $\times$ Alsace, fig. 44, 1, 2), les dents foliaires nombreuses dominantes à la F_1 ne se retrouvent pas à la F_2 (fig. 44, 3, 4).

Outre ces formes foliaires qui reproduisent des types très répandus dans la nature, apparaissent dans la F_2 de chaque croisement des individus à forme de feuille nouvelle, c'est-à-dire des variants que nous n'avions jamais rencontrés sur le terrain. Leur dentelure marginale peut être irrégulière (Fitou $\times$ Tunisie, fig. 45, 1, 2; Grenoble $\times$ Alsace, fig. 45, 3, 4), réduite, si bien que la feuille est presque entière (Venise $\times$ Alsace, fig. 45, 5, 6; Alsace $\times$ Tunisie, fig. 45, 7, 8; Saint-Guilhem saxicole-anthropogène $\times$ Alsace, fig. 44, 5, 6).

Une variabilité de la pilosité carpellaire apparaît aussi à la F_2 . A partir de types parentaux à pilosité élevée (Alsace $\times$ Tunisie, fig. 30, B, C), on obtient des ségrégants présentant tous les types de pilosité dont les extrêmes sont représentés sur la figure 46, A, B.

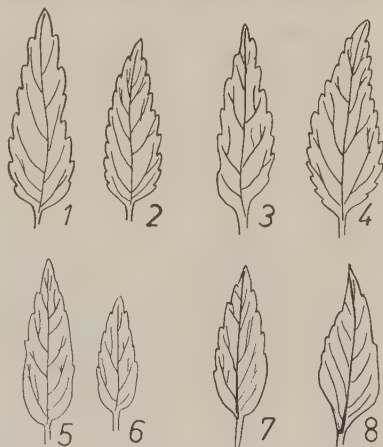


FIG. 45. — Variants nouveaux dans la F_2 de Fitou $\times$ Tunisie (1, 2); de Grenoble $\times$ Alsace (3, 4); de Venise $\times$ Alsace (5, 6); d'Alsace $\times$ Tunisie (7, 8).

Que les ségrégants soient aberrants ou non, il n'y a pas de baisse de la fertilité qui reste égale à 100 %. La méiose des mâles de la F_2 est dans l'ensemble régulière; toutefois, dans l'un de nos croisements (Alsace $\times$ Tunisie), apparaissent, avec une fréquence faible, des ponts anaphasiques chromatidiques sans fragments acentriques, ce qui n'a nullement affecté la fertilité du pollen.

La régularité de la méiose ainsi que les ségrégations complexes de la F_2 montrent bien que les caractères nouvellement apparus sont le fait de recombinaisons entre polygènes. Ces recombinaisons sont imprévisibles d'après les types parentaux; il est vraisemblable cependant que ces derniers finiraient par se manifester si la F_2 réalisée était numériquement plus importante que celle de nos croisements.

La haute fertilité des hybrides F_1 et F_2 obtenus à partir de croi-

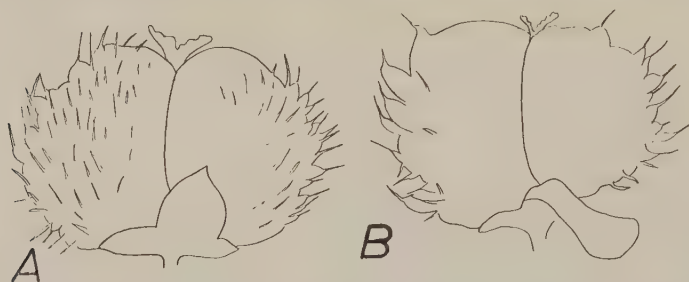


FIG. 46. — Types extrêmes des variants de pilosité carpellaire apparus en F_2 à partir de parents à pilosité carpellaire élevée (Alsace $\times$ Tunisie).

sements des populations anthropogènes et saxicoles anthropogènes montre qu'il n'y a, dans ce groupe, aucune sorte de barrière d'isolement, malgré la grande étendue et la disjonction en territoires continentaux et insulaires de leur aire géographique.

2° Polymorphisme, système génétique, biogéographie. — A la suite de ces expériences, il nous est maintenant possible d'expliquer l'origine du polymorphisme de ce groupe de diploïdes et sa signification systématique et phylétique.

Le polymorphisme de cette série de diploïdes a pris naissance par hybridation entre divers biotypes, puis stabilisation des formes hybridogènes nouvellement formées. Les caractères des nouveaux biotypes apparus sont surtout le fait de recombinaisons entre polygènes, et non de remaniements chromosomiques.

En effet, nous avons montré que les types foliaires naturels pouvaient être engendrés par hybridation de parents qui ne les possédaient pas (F_2 Grenoble $\times$ Tunisie, fig. 43); c'est donc bien la preuve qu'il peut y avoir dans la nature, de la même manière que dans nos croisements, passage d'un type foliaire donné à un autre.

Les ressources évolutives de ces diploïdes sont donc importantes :

de nombreuses formes nouvelles peuvent ainsi être créées; l'apparition dans nos croisements de variants inconnus dans la nature le prouve.

Les principaux caractères étudiés ne semblent pas avoir de valeur sélective en eux-mêmes, mais donnent seulement la preuve de l'existence des recombinaisons multiples qui affectent nécessairement les caractères physiologiques. La formation de biotypes nouveaux n'entraîne pas, en culture tout au moins, une altération des principales fonctions physiologiques : la méiose est régulière, la floraison, la dissémination du pollen, la fructification se déroulent normalement. La haute fertilité observée chez ces variants peut assurer à coup sûr le maintien des types néoformés, dont la valeur adaptative peut devenir plus élevée, quand les conditions écologiques varient.

Il est donc clair que la plupart des biotypes naturels, adaptés à différents climats ou différentes conditions édaphiques, se sont différenciés par un mécanisme identique; *les diverses formes observées sont donc des écotypes*; parmi ceux-ci, on peut distinguer les écotypes *régionaux*, soumis à différents climats, continental, atlantique, méditerranéen, appelés *climatotypes* (SINSKAIA, 1931); d'autres locaux, colonisant, notamment dans le Sud de l'Italie, différents biotopes rocheux; il s'agit dans ce cas d'*écotypes édaphiques* (GRÉGOR, 1942).

Tels sont les processus par lesquels les sippes diploïdes ont pu envahir les territoires libérés après le retrait des glaces quaternaires, et s'adapter aux bioclimats actuels.

Reste maintenant à préciser comment est assuré le maintien des écotypes néoformés. Le cycle de ces plantes est très court, souvent moins d'un an suivant les climats; aussi, un certain degré d'homozygotie peut être atteint en quelques générations seulement. Or, ces végétaux sont à fécondation croisée, ce qui entraîne automatiquement un certain degré d'hétérozygotie entre individus d'une même population; donc, pour obtenir le maintien de groupes de combinaisons génétiques dont la valeur adaptative soit élevée, un mécanisme de stabilisation est nécessaire; il ne peut se placer que dans la réduction des chiasmata. En effet, chez les Mercuriales annuelles, comme nous l'avons mentionné, les chromosomes sont courts. L'index de recombinaison (DARLINGTON, 1939) est faible. Sur les 8 chromosomes, 4 forment le plus souvent 2 chiasmata, rarement 3, les 4 autres, plus courts, généralement 1 seul, rarement 2; si bien que l'index de recombinaison est voisin de 1,5, c'est-à-dire faible. Les combinaisons favorables pouvant ainsi se maintenir pendant un nombre suffisant de générations, les possibilités adaptatives immédiates sont préservées.

Les populations anthropogènes les plus importantes se forment uniquement dans les cultures et les jachères, dans l'intervalle compris entre récolte et semis; ces populations subissent une réduction massive de leur effectif; elles sont en majorité détruites par l'homme; ainsi, un nombre de recombinaisons faible a-t-il chez ces plantes une haute valeur adaptative. Une certaine homogénéité génétique est en

effet nécessaire aux organismes subissant des variations importantes dans l'effectif numérique de leurs populations (STEBBINS, 1950).

La fécondation croisée étant la règle, un équilibre s'est donc établi entre la variabilité nécessaire à une transformation ultérieure et la sauvegarde des combinaisons existantes écologiquement adaptées.

Ainsi peut s'expliquer la très grande étendue de l'aire de ces diploïdes, la diversité des climats et des biotopes colonisés. Ces diploïdes ont différencié de nombreux climatypes et écotypes éda- phiques et leur plasticité écologique est beaucoup plus étendue que celle des polyploïdes correspondants, strictement adaptés à des étages bioclimatiques uniquement méditerranéens.

Chez ces diploïdes, le cycle biologique est le plus souvent annuel, plus rarement bisannuel; mais au centre de l'aire, ces sippes bénéficient d'une période de végétation ininterrompue : dans la moitié méridionale et le Nord-Ouest de la France, le Nord de l'Italie et de l'Espagne, les Mercuriales peuvent croître et fructifier toute l'année.

Sur les limites de l'aire géographique, la période de végétation est la saison chaude, les gelées hivernales décimant les annuelles; dans le Sud, Calabre, Sicile, Tunisie, la période de végétation se situe en saison froide, elle est au contraire interrompue par la sécheresse estivale. Il existe donc des barrières saisonnières entre sippes périphériques, mais comme ces dernières sont en contact permanent avec un foyer central de végétation ininterrompue (brassage par l'homme, pollinisation anémogame), l'inversion des cycles n'a pas conduit à un isolement génétique.

En résumé, les sippes diploïdes croissent sous des climats où la période de végétation s'échelonne sur toute l'année de façon continue; c'est là une différence fondamentale avec les polyploïdes chez lesquels la situation est opposée. Comme nous le verrons par la suite, la période de végétation et la durée du cycle annuel sont les facteurs sélectifs les plus importants.

3° Biosystématique : l'espèce *M. annua* L. sensu stricto. — De l'ensemble des données de la biogéographie, de la morphologie et de la génétique, il ressort que ce grand complexe de Mercuriales annuelles diploïdes anthropogènes de nos cultures et des rochers avoisinants constitue une seule et même espèce. Nous l'appellerons *Mercurialis annua* L., puisque ce sont des exemplaires d'Europe que le savant suédois avait utilisés dans sa description. Nous avons montré que cette espèce est polytypique, à variation clinale; aussi les subdivisions infraspécifiques sont-elles difficiles à distinguer.

La différenciation en écotypes ne fait aucun doute : les climatypes sont morphologiquement distincts (certains types foliaires sont prédominants dans un territoire donné); l'existence d'écotypes éda- phiques est indiscutable mais, dans la majorité des cas, ces écotypes locaux ne se distinguent pas des climatypes régionaux, notamment dans le Sud de l'Italie.

Il est maintenant admis que les sous-espèces résultent d'une différenciation plus poussée des écotypes : « un écotype morphologiquement distinguable étant la base d'une sous-espèce » (CLAUSEN, KECK et HIESEY, 1940). Le stade de sous-espèce ne paraît pas encore atteint chez *Mercurialis annua* L.

B. — HYBRIDES STÉRILES :
MERCURIALIS HUETII HANRY ET MÜLLER

1° *Etude de la F₁ et de la F₂*. — Les saxicoles souvent dolomitiques du Sud-Est de la France, morphologiquement distinctes, croisées avec les sippes d'Alsace et de Tunisie, donnent une F₁ dont la fertilité est très réduite. Afin de déterminer si le comportement de ces hybrides est le même avec tout le groupe *annua*, nous avons réalisé



FIG. 47. — Feuilles des hybrides stériles obtenus par croisement d'individus d'une population anthropogène (Lattes), avec les saxicoles dolomitiques du Sud-Est de la France, A. En B : feuilles d'hybrides de première génération, obtenues par croisement d'individus anthropogènes-saxicoles (Saint-Guilhem) et de saxicoles dolomitiques.



FIG. 48. — Carpelle d'un hybride obtenu par croisement d'une population de Lattes (anthropogène) et d'une population des gorges de la Mosson (saxicole dolomitique). La pilosité est intermédiaire.

trois croisements supplémentaires avec d'autres biotypes de l'espèce *annua*, mais provenant du midi de la France, donc géographiquement voisins :

Mosson et Salses	{	<i>Saint-Guilhem-le-désert</i> (Anthropogène saxicole). <i>Lattes</i> (Anthropogène). <i>Saint-Tropez</i> (Anthropogène saxicole).
------------------	---	--

Dans chaque cas, la fertilité des hybrides de première génération est aussi réduite que dans les deux premiers croisements. La morphologie de tous ces hybrides F₁ est semblable. Pourtant, certains carac-

tères morphologiques (forme et dentelure foliaires) varient dans cette F_1 , d'un individu à l'autre; mais, d'une manière générale, le phénotype est intermédiaire entre celui des deux parents. Les tiges secondaires sont dressées et leur nombre augmenté; les entre-nœuds, plus courts, ont une longueur intermédiaire.

La couleur est vert foncé. La forme des feuilles est variable (fig. 47); la taille du limbe réduite (fig. 47 A). La pilosité foliaire et carpellaire est intermédiaire (fig. 48).

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES CARACTÈRES DES HYBRIDES
DE PREMIÈRE GÉNÉRATION

CARACTÈRES DES HYBRIDES	CARACTÈRE <i>annua</i>	CARACTÈRES INTERMÉDIAIRES	CARACTÈRES DES SAXICOLES DOLOMITIQUES
Taille	30 à 40 cm.	3 à 5 cm. Très dense.	Vert foncé. Réduite.
Entre-nœud			
Ramification		Moyenne.	2 à 3 fleurs. 1 à 3 glomérules. Petite taille.
Couleur			
Taille du limbe	Elevée.		
Ciliature	Cordiforme.		
Forme du limbe	<i>annua.</i>		
Forme des dents	<i>annua.</i>		
Nombre des dents	<i>annua.</i>		
Taille des carpelles	<i>annua.</i>		
Pilosité carpellaire			
Nombres d'étamines	<i>annua.</i>		
Inflorescence ♂			
Inflorescence ♀			
Graines			

La stérilité n'étant pas complète, en opérant à partir d'une F_1 numériquement élevée, il est possible d'obtenir une F_2 . Celle-ci, dont la fertilité est encore plus réduite, présente une grande variabilité. On y retrouve des phénotypes rappelant ceux des parents. La ségrégation la plus évidente concerne la couleur des feuilles. Une fraction des individus est vert foncé (saxicole), l'autre vert clair (*annua*). A côté, on rencontre toute une série d'états intermédiaires, plus ou moins proches de l'un ou de l'autre des types parentaux, et quelques individus dont les feuilles présentent des panachures.

Chez les hybrides F_1 , mises à part la taille des feuilles et leur couleur, l'ensemble des caractères végétatifs sont ceux d'*annua*; par contre, les caractères inflorescentiels sont ceux des saxicoles.

Les hybrides sont très vigoureux : ils croissent rapidement, résistent aux froids hivernaux et à la dessiccation. Les graines qui leur ont donné naissance germent à un taux élevé (86 %). La production des graines, variable suivant les individus, est toujours très faible; certains sont complètement stériles. La fertilité peut être chiffrée par le rapport du nombre des graines formées au nombre des fleurs portées par chaque pied femelle.

PROPORTION DE FLEURS PORTANT DES GRAINES A MATURITÉ	0 % stériles	1-2 %	2-4 %	4-6 %	6-8 %	8-10 %	16 %	26 %
NOMBRE DE PIEDS	14	18	4	3	7	2	1	1

2° *Causes de la stérilité.* — Chez ces hybrides, les inflorescences et les fleurs mâles se développent normalement; les anthères arrivent à maturité; le pollen libéré est morphologiquement bien constitué et de taille régulière. Parallèlement, les fleurs femelles sont normales; les carpelles contiennent chacun un ovule et un sac embryonnaire.

Suivant la terminologie de MUNTZING (1930), la stérilité de ces hybrides est haplontique. En effet, la stérilité ne peut affecter que les gamètes, puisque les organes reproducteurs des deux sexes se

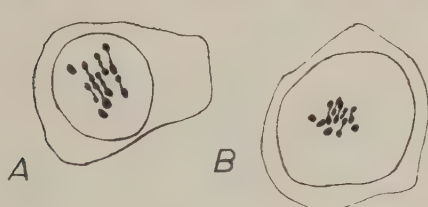


FIG. 49.

FIG. 49. — Aberrations de la méiose dans les cellules-mères des grains de pollen chez les hybrides : Saxicoles dolomitiques $\times$ *Annua* (anthropogène); A, 7 bivalents, 2 univalents; B, 6 bivalents, 4 univalents.

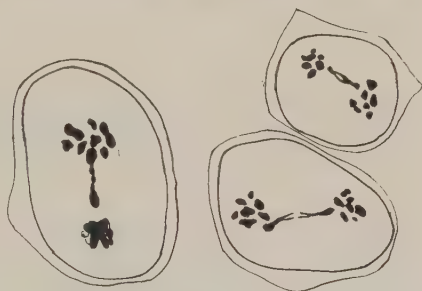


FIG. 50.

FIG. 50. — Méiose dans les cellules-mères des grains de pollen des hybrides : Saxicoles dolomitiques $\times$ *Annua* (anthropogènes); anaphase I, formation de ponts anaphasiques bichromatidiques sans fragment acentrique.

développent normalement. Quels sont alors les mécanismes responsables de l'altération des fonctions reproductrices ?

Des informations importantes peuvent être données par l'étude de la méiose dans les cellules-mères des grains de pollen.

Dans ces dernières, il y a formation de tétrades régulières, évoluant en grains de pollen de taille constante. Mais, dans les cellules en division, on peut observer plusieurs types d'accidents chromosomiques aux différentes phases de la méiose. Le fuseau n'est jamais altéré; seuls les chromosomes présentent des aberrations :

a) *Appariement.* — La formation des bivalents n'est pas régulière; certains chromosomes ne s'apparient pas. Au maximum de conjugaison, on observe 7 bivalents et 2 univalents asynaptiques (fig. 49, A); au minimum de conjugaison, le nombre de bivalents est de 6 et le nombre correspondant d'univalents de 4 (fig. 49, B).

b) *Formation de ponts anaphasiques.* — Ceux-ci se rencontrent principalement à l'anaphase I, plus rarement à l'anaphase II. Le pont anaphasique intéresse deux chromatides accolés dont la cassure se produit au même niveau; par la suite, il n'y a pas libération de fragments acentriques (fig. 50). La fréquence de ces ponts est plus ou

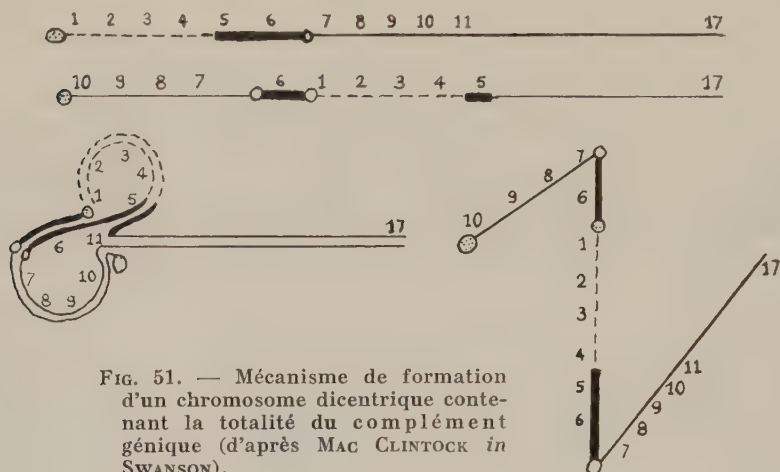


FIG. 51. — Mécanisme de formation d'un chromosome dicentrique contenant la totalité du complément génique (d'après MAC CLINTOCK in SWANSON).

moins élevée suivant les croisements; le maximum observé a été de 37 cellules sur 51 : soit 66 %.

L'absence de fragments acentriques prouve que le chromosome dicentrique formé contient la totalité du complément génique. MAC CLINTOCK (1941) a indiqué par quel mécanisme un chromosome



FIG. 52.

Anaphase I irrégulière; répartition inégale des chromosomes dans les cellules-mères des grains de pollen des hybrides, *saxicoles* × *annua* (anthropogène).

dicentrique conserve la totalité de son complément génique (fig. 51). Une situation comparable se retrouve chez ces hybrides de *Mercurialis*, occasionnant, soit l'asynapsis, soit la formation de ponts anaphasiques entre les chromosomes intéressés, qui sont parmi les plus longs, c'est-à-dire les chromosomes I et II.

c) *Répartition inégale des chromosomes.* — L'anaphase I est irrégulière, les microspores diffèrent par perte ou gain d'un ou deux

chromosomes (fig. 52). Cette répartition inégale se produit par voie de conséquence à l'anaphase II. La physiologie de la méiose est donc perturbée.

Ces observations montrent que les saxicoles plus ou moins dolomitiques se séparent du groupe *annua* par une structure différente de ceux de leurs chromosomes. Chez l'un d'entre eux, en effet, la structure est si différente que la synapse est impossible; pour l'autre, lorsque l'appariement s'effectue, la présence d'un pont anaphasique témoigne de leur différence de structure.

Si les différences morphologiques sont peu importantes dans les cinq croisements réalisés, il n'en est pas de même dans les perturbations de la méiose dont la fréquence varie avec le croisement.

Dans les croisements réalisés à partir des sippes *annua* non saxicoles (Lattes, Alsace et Tunisie), toutes les cellules contiennent des univalents (2 à 4); la fréquence des ponts anaphasiques dépasse souvent 60 %; dans plus de 35 % des anaphases, la distribution des chromosomes est inégale.

Dans les croisements réalisés à partir des saxicoles anthropogènes (Saint-Guilhem, Saint-Tropez), également du groupe *annua*, les aberrations méiotiques sont du même type, mais leur fréquence et leur amplitude sont beaucoup moins élevées.

Dans le croisement Saxicole $\times$ Saint-Guilhem, le nombre des univalents varie de 1 à 2, mais n'est jamais supérieur à 4. Dans de nombreuses cellules, l'appariement des chromosomes est total. La fréquence des ponts anaphasiques est inférieure à 30 %. La répartition des chromosomes lors des anaphases est plus régulière. Dans le croisement Saxicole $\times$ Saint-Tropez, le nombre des univalents varie de 1 à 4; mais la fréquence des plaques qui les contiennent est inférieure à 50 %. Dans les autres, l'appariement des chromosomes s'effectue normalement. Malgré une irrégularité plus faible de la méiose, il est à noter que la fertilité de ces hybrides n'est pas augmentée.

La stérilité haplontique des hybrides pourrait donc s'expliquer par une structure différente de certains chromosomes des deux parents, entraînant les perturbations de la méiose observées et l'altération des principales fonctions physiologiques.

Ce type de stérilité serait alors chromosomique (DOBZHANSKY, 1941). Afin d'en obtenir la preuve, et pour induire la fertilisation des hybrides, nous avons cherché à réaliser des allopolyploïdes artificiels par la colchicine à partir de l'hybride Saxicole (Mosson) $\times$ *annua* (Alsace) dont la méiose est très perturbée. Nous avons obtenu trois générations allotétraploïdes dont les caractéristiques sont les suivantes :

La taille reste moyennement élevée, les entre-nœuds s'allongent, la couleur reste celle des hybrides diploïdes, la forme des feuilles est

profondément modifiée. La surface du limbe s'accroît (fig. 53) et les dents foliaires marginales deviennent aiguës et profondes (fig. 54). La ciliature foliaire et carpellaire n'est pas modifiée (fig. 55). L'appareil reproducteur est plus développé. Les inflorescences mâles comptent un nombre de glomérules cymeux supérieur à trois. La taille des capsules et des graines est augmentée et devient comparable à celle d'*annua*. Ainsi, le doublement du nombre des chromosomes entraîne une modification sensible du phénotype, notamment de la forme des feuilles et de l'inflorescence.



FIG. 53.

FIG. 53. — Morphologie foliaire de la première génération allotétraploïde.

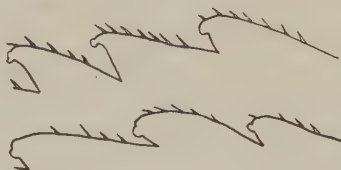


FIG. 54.

FIG. 54. — Dents foliaires profondes de la première génération allotétraploïde.



FIG. 55.

FIG. 55. — Carpelle de la F_1 allotétraploïde.

La fertilité de la F_2 allopolyploïde reste basse; l'écart avec la fertilité de la F_1 diploïde n'est pas significatif; de plus, 80 % des graines formées sont creuses. La polyploïdisation n'a pas entraîné une augmentation de la fertilité des hybrides.

PROPORTION DE FLEURS PORTANT DES GRAINES MÛRES	0 %	1 à 2 %	2 à 4 %	4 à 6 %	6 à 8 %	8 à 10 %	27 %
NOMBRE DE PIEDS	10	14	12	6	2		1

Comme précédemment, cette stérilité est haplontique. L'étude de la méiose montre que les aberrations sont presque totalement éliminées. Chez la plupart des mâles, tous les chromosomes sont appariés dans la majorité des individus (fig. 56). Chez certains autres, quelques aberrations se manifestent encore mais leur fréquence est faible [for-

mation de 2 à 4 univalents et ponts anaphasiques, répartition inégale rare (fig. 57, A, B); jamais de multivalents].

La stérilité hybride peut être, comme on le sait, soit génique, occasionnant des anomalies du développement et de la physiologie des hybrides, notamment au cours de la méiose, soit chromosomique, résultant de l'absence d'homologie entre les chromosomes des parents (DOBZHANSKY, 1941). Le critère permettant de distinguer ces deux types de stérilité repose sur le comportement des chromosomes après



FIG. 56. — Méiose dans les cellules-mères des grains de pollen à la F_1 allotétraploïde.

A, métaphase I sans aberrations; B, anaphase I régulière; C, métaphase II.

polyploïdisation; appariement et fertilité après doublement sont la preuve d'une stérilité purement chromosomique.

Chez les *Mercurialis*, la polyploïdisation entraîne la régularité de la méiose, mais la fertilité n'est pas augmentée pour autant, ce qui prouve que la stérilité est surtout génique.

Cette stérilité pourrait aussi résulter de la structure « crypto-

=====

FIG. 57.

Irrégularités de la méiose dans les cellules-mères des grains de pollen de la F_1 allotétraploïde. A, métaphase I, 4 univalents; B, anaphase I, irrégulière.

=====



hybride » entre les chromosomes des parents (STEBBINS, 1950), c'est-à-dire d'une hétérogénéité n'entraînant que de faibles différences de structure, insuffisantes pour s'opposer à l'appariement. Une homologie partielle entre les chromosomes est souvent un facteur de stérilité ou d'insuccès chez les polyploïdes (CLAUSEN, KECK et HIESEY, 1945). Mais l'absence totale de multivalents chez les allopolyploïdes de *Mercuriale* indique un appariement préférentiel entre chromosomes homologues. Donc, chez ces hybrides, la présence d'une stérilité d'origine génique est évidente. GAJEWSKI (1957) a rencontré une situation ana-

logue chez les hybrides de *Geum macrophyllum* $\times$ *Geum rivale* et a montré qu'aucune distinction valable ne peut être tracée entre stérilité chromosomique et stérilité génique.

En conclusion, entre le groupe *annua* et celui des saxicoles pures, se sont développées des barrières d'isolement chromosomiques et surtout géniques. Les facteurs responsables de la stérilité résultent de combinaisons géniques disharmonieuses, entraînant une perturbation dans la physiologie de la fécondation.

3° Biosystématique : l'espèce *Mercurialis Huetii* Hanry. — Chez les saxicoles du Sud-Est de la France, il existe une relation étroite entre la différenciation morphologique, l'écologie, la localisation géographique et la formation d'hybrides stériles. De l'ensemble de ces données, il ressort que ces annuelles diploïdes souvent dolomitiques représentent une espèce différente, nettement séparée de l'espèce anthropogène *Mercurialis annua* L. En effet, alors que l'hybridation intraspécifique chez *M. annua* montre une haute fertilité, l'hybridation entre l'espèce *annua* et les saxicoles dolomitiques fait apparaître des différences dans la structure des chromosomes et des différences géniques importantes, indiquant que les deux espèces sont séparées par de nombreux remaniements et mutations.

L'espèce dolomitique ainsi séparée correspond, par ses caractères morphologiques, à ce que les auteurs ont appelé :

Mercurialis Huetii Hanry (Schultz, *Billotia*, 1864, 21);

Mercurialis annua L. ssp. *Huetii* Lange (Willk. et Lange; *Prod. fl. Hisp.*, III, 1877, 509);

Mercurialis annua L. var. *Huetii* Müller Arg. (*D. C. Prod.*, XV, 2, 1866, 798);

Mercurialis annua L. fa. *Huetii* Pax (*Engler Pflanzenreich*, IV, 147, VII, 1914).

Nous savons maintenant qu'il s'agit d'une espèce véritable que nous désignerons sous sa dénomination primitive *Mercurialis Huetii* Hanry. Cette espèce est facilement reconnaissable par sa taille réduite, ses tiges secondaires horizontales et allongées à l'état adulte (port plus ou moins rampant), sa couleur, sa pilosité réduite, la faible taille de ses graines, enfin, ses inflorescences mâles et femelles pauvres.

Beaucoup de sippes ont été apparentées à l'espèce *Huetii* : c'est ainsi que cette dernière a été signalée :

a) au Maroc par COSSON (*in* PAX; *Engler, Pflanzenreich*, IV, 147, VII; 1914, 275); par BUROLLET (*in* BRIQUET et DE LITARDIÈRE, *Prod. fl. Corse*, II, 2, 1935; par VINDT (*Monogr. Euph. Maroc*, 1953, 17);

b) en Espagne par REVERCHON (*in* PAX; *Engler, Pflanzenreich*, IV, 147, VII, 1914, 275); par WILLKOMM et LANGE (*Prod. fl. Hisp.*, III, 1877, 509);

c) enfin, en Corse, DE LITARDIÈRE (in BRIQUET et DE LITARDIÈRE, *Prod. fl. Corse*, II, 2, 1935, 69), sans toutefois avoir rencontré la forme typique, signale des individus pouvant s'y rapporter.

Nous savons maintenant, d'une part qu'au Maroc, en Espagne et en Corse, les saxicoles sont polyploïdes, d'autre part que beaucoup de rupicoles diploïdes circum-méditerranéennes n'appartiennent pas à l'espèce *Huetii* (Italie du Sud par exemple). Aussi, le biotope rocheux a-t-il été retenu comme critère pour distinguer *M. Huetii*, sans que l'ensemble des caractères morphologiques soient réunis. Les seules stations signalées dans la bibliographie qui nous paraissent correspondre aux résultats de nos recherches sont celles de l'Hérault et de l'Aude.

4° *Introgression entre M. annua L. et M. Huetii Hanry.* — La plupart des auteurs ont signalé des termes de passages entre *M. annua* L. et *M. Huetii* Hanry. Dans bien des cas, il ne s'agit que de variations de taille et de pilosité dont nous avons précédemment montré l'existence chez *M. annua* L. C'est seulement dans certaines stations de l'Hérault qu'il existe des termes de passage au voisinage des populations saxicoles d'*Huetii* typique : « en descendant des rochers dans les champs cultivés voisins, on rencontre souvent tous les passages de la variété au type », ainsi, LORET et BARRANDON (1887) signalent l'existence de formes hybridogènes à la limite des rochers et des cultures. Nous avons effectivement rencontré de telles formes qui sont des hybrides quasi stériles, absolument comparables à nos hybrides artificiels. L'expérience a montré que les barrières géniques, aussi élevées qu'elles soient, n'interdisent pas totalement les échanges entre les deux espèces, puisque une F_1 et une F_2 peuvent être obtenues. A ce propos, certaines sippes saxicoles, notamment celles de Saint-Guilhem dans l'Hérault, présentent des caractères hybridogènes (principalement leur taille, la forme de leur limbe et des dents marginales, leur pilosité foliaire et carpellaire). Les biotopes sont absolument identiques : il s'agit, dans les deux cas, des mêmes calcaires dolomitiques jurassiques. Enfin, à Saint-Guilhem-le-désert, la présence d'anciennes cultures en terrasse suggère une expansion autrefois plus importante des Mercuriales anthropogènes.

L'ensemble des conditions historiques, biologiques et morphologiques laisse penser que les sippes saxicoles de Saint-Guilhem ont vraisemblablement une origine hybridogène. Ces dernières auraient pris naissance par échanges géniques entre *M. Huetii* Hanry et *M. annua* L., cette dernière étant normalement éliminée sur biotopes rocheux. Le mécanisme courant est l'*hybridation introgressive* ou *introgression* (ANDERSON, 1949).

Afin de détecter l'introggression entre ces deux espèces, nous utiliserons l'index hybride d'ANDERSON (1936). Les coefficients utilisés ont été les suivants :

Couleur.	<i>Huetii</i>		<i>annua</i> (anthropogène, Saint-Guilhem)		
	Vert foncé.	0	Vert clair.	5	
Taille.	5 à 15 cm.	0	Plus de 25 cm.	5	
Taille des feuilles.	Inférieure 2,5 cm.	0	Egale ou supérieure à 2,5.	3	
Forme des feuilles.	Lancéolée; 30° > angle > 45°.	0	Cordiforme; angle < 30°.	2	
Dents foliaires.	Nombre < ou = 5.	0	5 < N < 9.	1	
			Supérieur à 9.		2
Ciliature marginale.	Glabre ou presque.	0	Moyenne.	2	
Forme des dents.	A peine apparentes ou aiguës.	0	Arrondies recouvrantes.	3	
Capsules.	< 2 mm.	0	Supérieur à 4 mm.		2
			Entre 3 et 4 mm.	1	
Ciliature des carpelles.	Quasi glabres mucrons < 5.	0	Ciliature latérale.	1	
			Totale.		2
Nombre d'étamines.	8	0	0 < N < 15.	1	
			Supérieur à 15.		2
Nombre de glomérules ♂.	3	0	Supérieur à 3.	2	
Nombre de fleurs ♀.	3	0	Supérieur à 4.	2	
Total.		0		28	32

Le diagramme obtenu (fig. 58) montre que les saxicoles anthropogènes sont plus proches de *M. annua* L. que de *M. Huetii* Hanry. On peut donc penser que cet écotype hybridogène résulte de l'introduction de gènes de *M. Huetii* Hanry dans *M. annua* L. La faible fertilité des hybrides de première génération ne nous a pas permis de réaliser les croisements en retour pour le vérifier expérimentalement, mais

l'ensemble des données de l'analyse morphologique permet de penser que par introgression à partir de *M. Huetii* Hanry, s'est différencié, au sein de *M. annua* L., un écotpe édaphique local, considéré généralement par les botanistes (J. BRAUN-BLANQUET, communication verbale) comme *M. Huetii* typique.

Plusieurs auteurs (ANDERSON principalement) ont indiqué que l'introgression s'observe le plus souvent chez les plantes herbacées plus ou moins associées à l'activité humaine et dans les biotopes

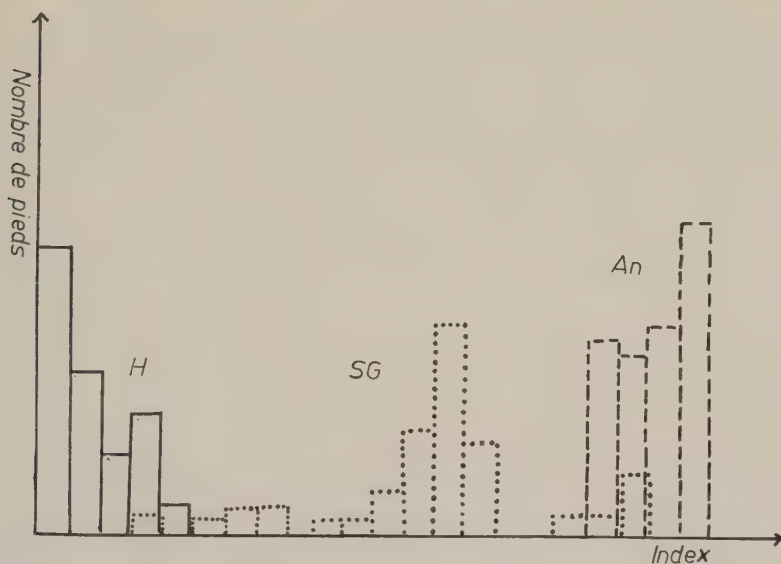


FIG. 58. — Introgression entre *M. Huetii* Hanry et *M. annua* L. Distribution des fréquences des valeurs totales de l'index dans trois populations (H, *Huetii* (Mosson); S-G, Saint-Guilhem saxicole-anthropogène; An, Saint-Guilhem anthropogène).

altérés par l'action de l'homme : cette situation est particulièrement nette chez les espèces *M. annua* L. et *M. Huetii* Hanry.

Si l'introgression est décelable, elle est surtout locale; il ne semble pas qu'elle ait joué un grand rôle dans la différenciation du groupe diploïde.

Il est probable que *M. Huetii* Hanry, autrefois plus répandu, est actuellement en régression. *M. annua* L. s'en est vraisemblablement détaché par mutations et remaniements chromosomiques, et il est évident que l'extension de cette dernière s'est réalisée principalement sous l'effet de l'influence humaine.

V. — CONCLUSIONS

En résumé, le groupe diploïde est subdivisé en deux espèces seulement, l'une *Mercurialis annua* L. plus ou moins cosmopolite, introduite par l'homme dans divers pays, l'autre *M. Huetii* Hanry, endémique du Sud-Est de la France, en l'état actuel de nos connaissances.

La spéciation est pauvre au niveau diploïde, le stade de sous-espèce n'est pas encore atteint à partir des écotypes; les barrières d'isolement sont très peu développées, ce qui est inhabituel. En effet, dans un complexe polyploïde, c'est au niveau diploïde que se constituent généralement les barrières d'isolement et que se différencient les espèces, la polyploïdie ayant ensuite pour effet l'effacement de ces barrières (HUXLEY, 1942).

CHAPITRE IV

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES POLYPLOÏDES

Les polyploïdes diffèrent fondamentalement des diploïdes par leurs caractères généraux et leur mode d'évolution. Trois traits principaux les en séparent :

1° Les populations polyploïdes ne sont jamais strictement dioïques : la monœcie est au contraire la plus répandue, ce qui a pour conséquence directe la possibilité d'autofécondation, la reproduction biparentale n'étant plus exclusive. La diœcie n'est jamais absolue ; il existe des écarts à la monœcie. Le tétraploïde et l'hexaploïde peuvent être soit andro-, soit gynodioïque.

2° L'évolution de ce groupe, à l'opposé de celle des dioïques, est divergente, notamment chez l'hexaploïde par le développement de barrières génétiques d'isolement.

3° Comme nous l'avons déjà indiqué, leurs aires géographiques sont plus réduites, l'étendue de leur tolérance écologique étant beaucoup plus restreinte que celle des diploïdes.

Les différences que nous venons de noter sont-elles la conséquence directe de la polyploïdie proprement dite, ou bien sont-elles conditionnées par le mode de reproduction des polyploïdes ? Quelles sont les causes profondes des différences morphologiques et biologiques entre polyploïdes et diploïdes ? Quel est le mécanisme d'établissement et d'expansion des polyploïdes ?

Avant de pouvoir résoudre ces problèmes, nous commencerons par analyser leurs caractères sexuels et morphologiques, ainsi que la distribution géographique de la variation de ces caractères. Nous établirons expérimentalement ensuite comment a pris naissance la polyploïdie et nous définirons la signification de ce phénomène dans l'évolution du groupe, tel que nous le connaissons actuellement.

I. — CARACTÈRES SEXUELS ET INFLORESCENTIELS

1° Cas général.

Les caractères sexuels, nous le verrons par la suite, varient suivant le degré de ploïdie, mais, ce qui fait l'unité de tous les polyploïdes, c'est avant tout une base commune aux divers types d'inflorescences



FIG. 59. — A, Diagramme d'un paracyathium; l'axe principal A_1 est terminé par une fleur femelle; A_2 , axes d'ordre 2 à n de l'inflorescence, portant des fleurs mâles; b , bractée des glomérules cymeux des fleurs mâles. B, sommet d'un paracyathium; aspect général.

monoïques qui, très largement répandue chez certains, développée en exclusivité chez d'autres, n'en reste pas moins toujours présente, malgré les variations, à chaque niveau de ploïdie. L'inflorescence monoïque se présente sous trois formes, suivant la multiplication plus ou moins grande des axes mâles.

1° Inflorescence monoïque construite sur le type mâle. — Cette organisation est identique à l'inflorescence mâle diploïde (fig. 17), mais l'axe principal A_1 , au lieu de se terminer par une fleur mâle, se termine par une fleur femelle (fig. 59, A). Cette inflorescence, constituée par une fleur femelle centrale, entourée de plusieurs cymules mâles, présente donc une organisation très parallèle à celle du cyathium des

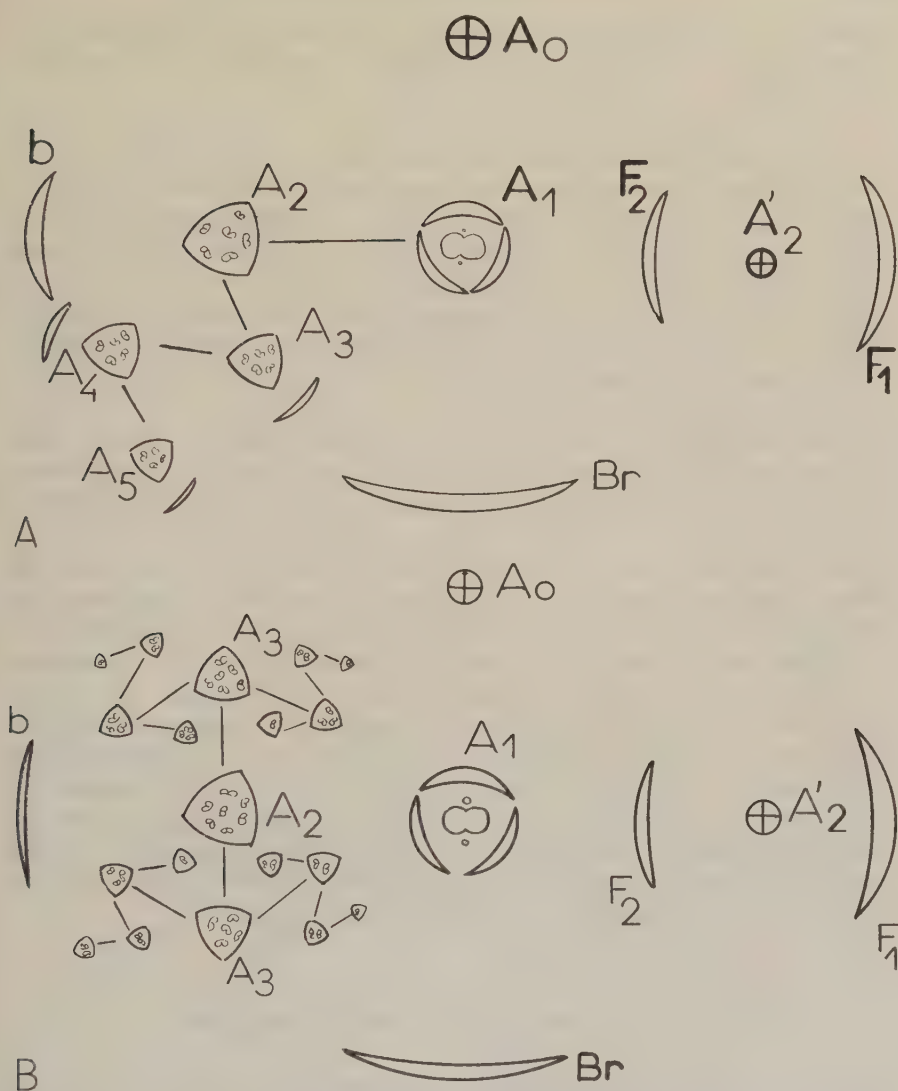


FIG. 60. — A, diagramme d'une inflorescence monoïque construite sur le type femelle (A_1 , axe principal constitué par une fleur femelle; A_2, A_3, A_4, A_5 , axes secondaires terminés par des fleurs mâles; A_0 , axe émetteur; A'_2 , axe secondaire portant des feuilles végétatives F_1 et F_2 en position latérale par rapport à la bractée Br). B, diagramme d'une inflorescence monoïque de type intermédiaire.

Euphorbes mais moins contractée; elle a été désignée par R. NOZERAN (1955) sous le terme de *paracyathium* (fig. 59, B).

2° *Inflorescence monoïque construite sur le type femelle.* — Seul l'axe principal A_1 se termine par une fleur femelle; tous les autres axes de la cyme unipare latérale A_2, A_3 , etc., se terminent par une fleur mâle (fig. 60, A). Dans cette inflorescence, le nombre des axes

secondaires A_2 est réduit; toute la cyme scorpioïde latérale mâle est l'homologue de l'une des cinq cymes scorpioïdes du cyathium d'Euphorbe.

3° Inflorescence monoïque intermédiaire. — Enfin, l'inflorescence monoïque peut résulter d'une combinaison des deux types précédents. Comme dans l'inflorescence femelle, l'axe A_1 est très court (fig. 60, B), réduit à un fleur femelle principale; la cyme dont il est flanqué n'est plus une cyme scorpioïde pauciflore, mais une cyme, d'abord bipare régulière, qui ne devient que progressivement scorpioïde à partir des axes de 5^e ordre. Cette multiplication des axes secondaires est un caractère de cyme mâle; elle en dérive par réduction du nombre des glomérules cymeux.

Cette inflorescence intermédiaire est la plus répandue chez les polyploïdes, tandis que les structures intersexuées, construites sur ce même type chez les diploïdes, étaient, comme nous l'avons vu, rares et instables.

Quel que soit le type d'inflorescence polyploïde, la répartition des fleurs mâles et femelles n'y est jamais anarchique; l'organisation inflorescentielle est toujours génétiquement stable et apparentée au cyathium des Euphorbes, ce qui fait l'unité de tous les polyploïdes et les sépare nettement des diploïdes. Seul varie le rapport du nombre des fleurs mâles à celui des fleurs femelles. Ce rapport est le plus élevé dans le paracyathium; il est moyen dans les inflorescences monoïques de type intermédiaire, faible dans les inflorescences du deuxième type. En somme, ces trois types d'inflorescences traduisent un déplacement de l'équilibre des forces masculinisantes et féminisantes: ce déplacement peut s'accentuer dans un sens ou dans l'autre et être finalement rompu, pour aboutir à l'unisexualité.

2° Aberrations de l'inflorescence monoïque.

Nous avons rencontré dans chacun des polyploïdes, à côté des inflorescences monoïques normales que nous venons de décrire, diverses modifications de la sexualité dont l'incidence directe est un changement du mode de reproduction: la plupart de ces variations sont des mécanismes établissant partiellement la reproduction biparentale.

1° Variations conduisant à la féminisation. — Le nombre des fleurs femelles, s'insérant dans la cyme latérale monoïque du type représenté dans la figure 60, A, peut s'accroître. Les fleurs d'ordre 2 et quelquefois 3 sont femelles; les suivantes, en petit nombre, une ou deux le plus souvent, sont mâles (fig. 61, A). Ce type sexué est semblable aux intersexués dioïques précédemment décrits (fig. 19, B, p. 631).

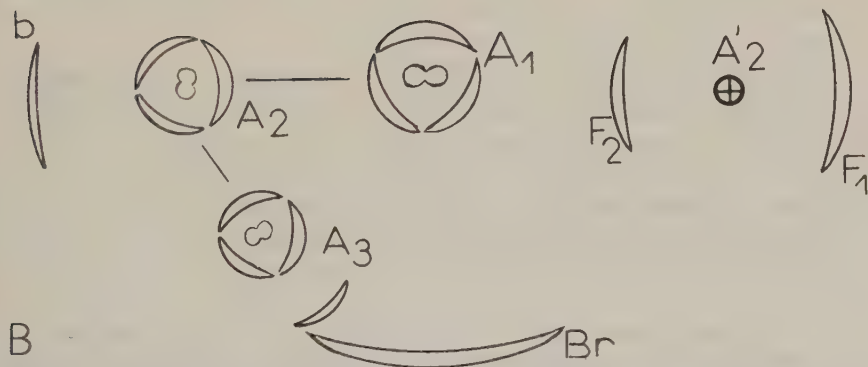
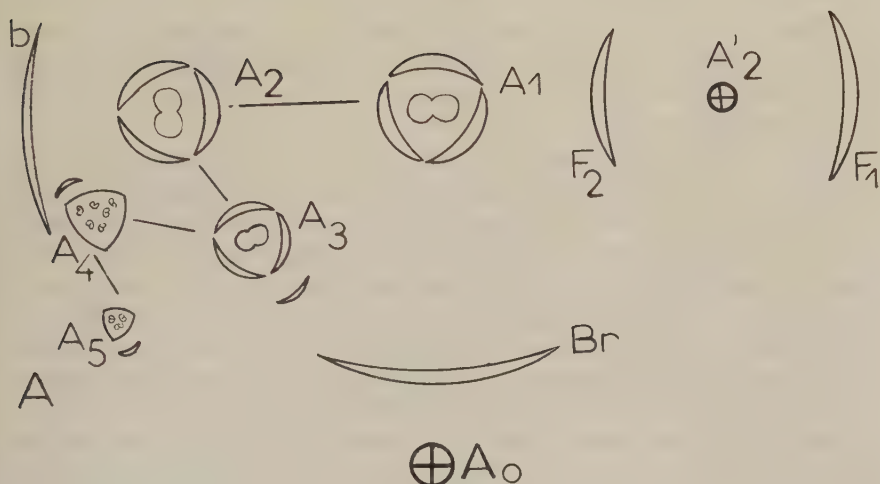


FIG. 61. — Diagrammes d'intersexués. *A*, intersexué femelle; *B*, les fleurs mâles ont entièrement disparu; cette inflorescence est, en tous points, comparable à celle des diploïdes de la figure 16 (*A*₀, axe émetteur; *Br*, bractée; *A*'₂, axe secondaire; *F*₁ et *F*₂, feuilles végétatives; *A*₁, *A*₂, *A*₃, etc., axes de la cyme scorpioïde latérale).

— Les fleurs mâles de cette même inflorescence peuvent ne pas se développer, l'individu est alors femelle à inflorescence axillaire réduite à deux ou trois fleurs (fig. 61, *B*). Il existe de nombreux intermédiaires entre ces deux dernières organisations.

— La féminisation des monoïques peut, enfin, se réaliser par une réduction de la fertilité des fleurs mâles, pouvant aboutir à leur com-

plète stérilité. Dans tous ces cas, la structure générale de l'inflorescence monoïque n'est pas altérée; elle est généralement du type intermédiaire (fig. 60, B). *La féminisation se fait au niveau floral et non au niveau inflorescentiel comme c'était le cas pour les types précédents.*

a) La taille des anthères peut être réduite, le nombre des étamines restant normal ainsi que leur développement, leur maturation et leur déhiscence. De nombreux intermédiaires relient l'anthère normale à la plus réduite qui soit.

b) Les étamines peuvent avorter. Elles restent naines et chlorophylliennes, quoique normalement constituées et n'arrivent jamais à maturité. L'arrêt du développement peut se produire à différents stades : filets et anthères peuvent rester méristématiques et indifférenciés; l'anthère peut se développer davantage, mais le déroulement des processus conduisant à la formation du pollen ne s'amorce pas; enfin, dans certains cas, la méiose a lieu, mais après la formation des tétrades, le développement est arrêté; la taille des tétrades et des anthères reste très inférieure à la normale.

Dans toutes ces fleurs, le développement du périclète reste normal; les tépales sont seulement concaves, car le volume de l'androcée est réduit.

c) Les étamines disparaissent : l'arrêt de leur développement se produit parfois avant la formation des ébauches staminales; l'androcée est alors remplacé par un disque central, entouré d'un périclète normalement constitué, dont les tépales sont libres.

d) La féminisation des fleurs peut encore se faire par formation de staminodes ou de carpodes. Dans ce dernier cas, l'androcée est normal, mais il entoure un ou deux carpodes centraux.

Dans tous ces types de modifications, l'inflorescence du type 60, B est rigoureusement conservée. Chaque type de stérilité ou de fertilité est constant sur un même individu : une variabilité s'observe d'individu à individu, presque jamais sur le même pied.

2° Variations conduisant à la masculinisation des monoïques. —

a) L'inflorescence en paracyathium (fig. 59, A et 62, A) indique une accentuation des facteurs masculinisants par rapport aux inflorescences les plus constantes (type 62, B et C) à laquelle elle est toujours associée sur un même individu. De tels individus sont alors intersexués. La masculinisation peut se chiffrer par le pourcentage des paracyathiums comparé à celui des inflorescences normales. Il n'excède jamais 70 %; tous les intermédiaires existent d'ailleurs entre ce chiffre et le paracyathium unique.

b) Dans certains paracyathiums d'un même individu, la fleur terminale est remplacée par une fleur mâle (fig. 62, G), si bien que l'inflorescence est absolument identique à celle des mâles diploïdes (fig. 17). Le nombre des inflorescences mâles associées aux paracyathiums et

aux inflorescences normales est variable suivant les individus et traduit différents degrés de masculinisation.

Contrairement aux divers types de féminisation, ces deux types d'intersexués se manifestent non seulement d'individu à individu, mais encore sur un seul et même pied.

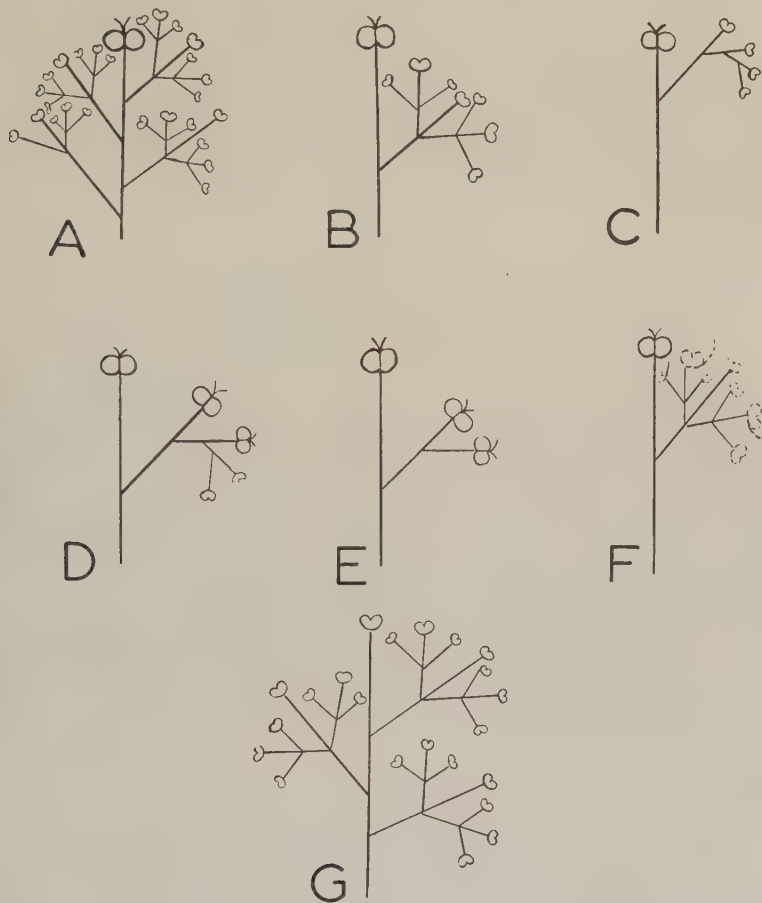


FIG. 62. — Tableau récapitulatif des différents types d'inflorescences rencontrées chez les polyploïdes, indiquant les rapports phylétiques entre les différents types : A, paracyathium; B, inflorescence monoïque typique; C, inflorescence monoïque de type femelle; D, féminisation conduisant à l'intersexualité femelle; E, inflorescence femelle; F, stérilité des fleurs mâles dans l'inflorescence monoïque typique; G, inflorescence mâle.

c) Parmi ces polyploïdes, se rencontrent des individus dont toutes les inflorescences sont mâles. Ils sont alors comparables aux pieds mâles diploïdes.

d) Ces individus mâles peuvent devenir stériles par réduction progressive de l'androcée de leurs fleurs, la structure de l'inflorescence

restant inchangée. Comme précédemment, les stades de réduction ne se rencontrent pas tous chez le même individu.

Comme on peut le constater, les variations de la sexualité sont beaucoup plus nombreuses chez les polyploïdes que chez les diploïdes, mais diploïdes et polyploïdes ont des types sexués communs, notamment les intersexués femelles. Ceux-ci, rares chez les diploïdes, apparaissent en grand nombre dans certaines populations polyploïdes. Les inflorescences en paracyathium, rarissimes chez les diploïdes, sont, au contraire, très répandues chez certains polyploïdes.

D'une manière générale, les variations de la sexualité sont beaucoup plus répandues chez les polyploïdes que chez les diploïdes; il est donc probable qu'elles doivent avoir une signification que nous essayerons de rechercher.

3° Distribution géographique et signification du polymorphisme sexuel chez les différents polyploïdes.

Les populations naturelles de chaque polyploïde diffèrent par leur composition en types sexués et la fréquence de chacun d'eux. De plus, ces variations de fréquence ne sont pas réparties au hasard : il existe, au contraire, des régions où l'on rencontre certains types avec une fréquence plus grande que dans d'autres. Des indications intéressantes peuvent donc être tirées de l'étude de la distribution des types sexués dans les populations de chaque polyploïde.

Nous commencerons par l'étude des populations hexaploïdes, car c'est dans ce cytotype que les phénomènes de localisation des types sexués sont les plus nets et que leur signification biologique et systématique est la plus évidente.

A. — CARACTÈRES SEXUELS DES POPULATIONS HEXAPLOÏDES

Dans ce cytotype se rencontrent six types sexués : des individus monoïques à inflorescence construite sur les types des figures 60, A et B, ou 62, B et C; des individus strictement mâles (fig. 62, G), ou strictement femelles (fig. 62, E); des intersexués femelles, c'est-à-dire des femelles portant dans toutes leurs inflorescences ou dans quelques-

FIG. 63. — Distribution géographique et diagramme des fréquences des variants sexuels chez l'hexaploïde dans le Sud de l'Espagne et le Maroc; chaque population est schématisée par un cercle; l'importance du secteur est proportionnelle à la fréquence de chacun des types sexués. Androdicécie dans le Sud de l'Espagne (zone comprise entre Almeria et Malaga); dans le Nord et le Sud du Maroc (zones comprises entre Rabat et Tanger, entre Marrakech et Kasba-Tadla). Ces différentes zones sont schématisées sur la figure 65.

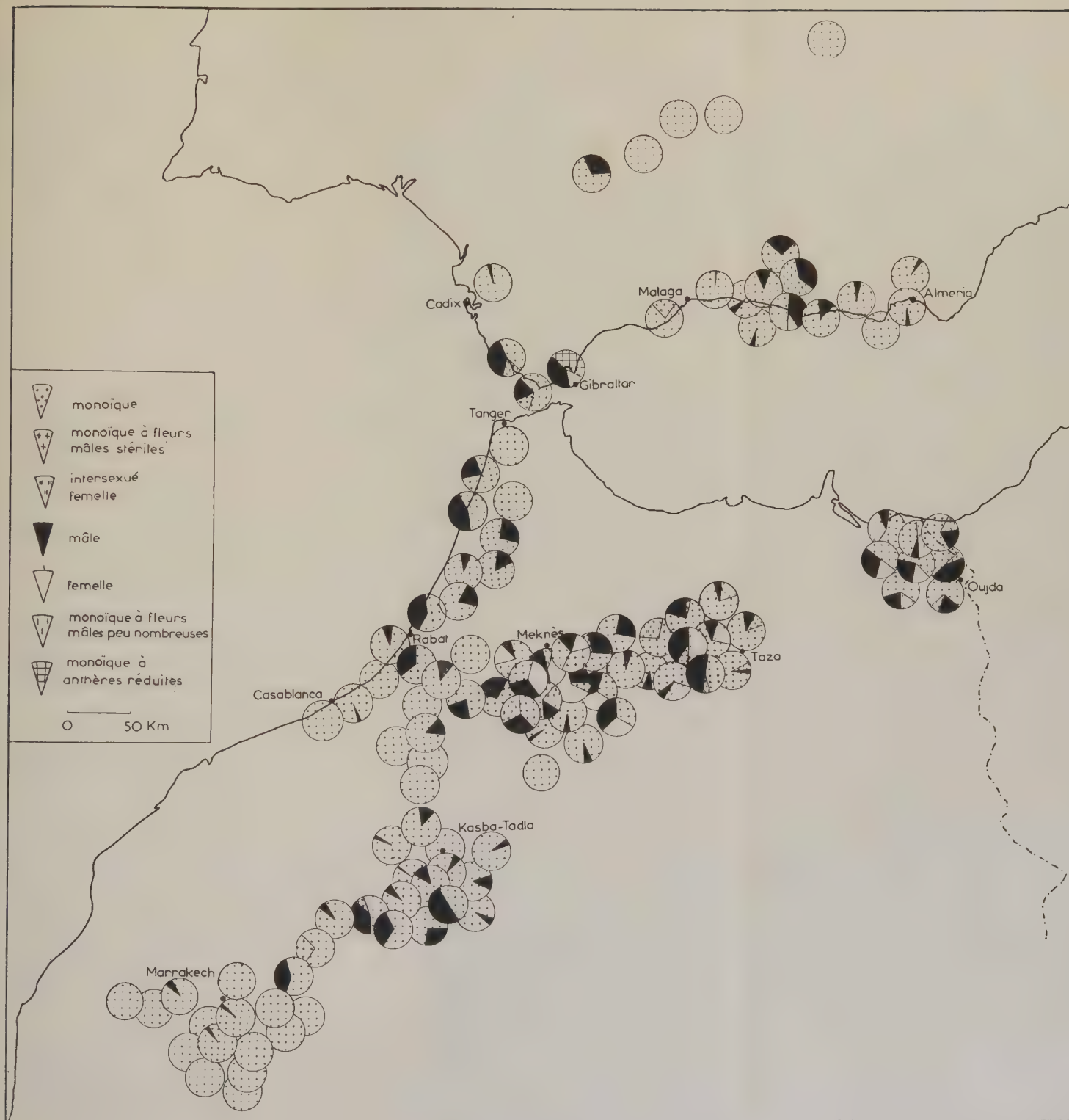


FIG. 63.

unes d'entre elles seulement, un petit nombre de fleurs mâles (fig. 62, D); des individus physiologiquement femelles, c'est-à-dire des monoïques à fleurs mâles stériles (fig. 62, F).

La fréquence des individus aberrants varie beaucoup d'une population à l'autre, mais quelle que soit cette fréquence, des individus monoïques sont toujours présents dans les populations. Ainsi, la présence simultanée de monoïques et de mâles détermine l'androdioécie; celle de monoïques, de monoïques à fleurs mâles stériles, d'intersexués femelles, ou même de femelles, détermine la gynodioécie; enfin, la présence de mâles et de femelles, ou de femelles physiologiques associés aux monoïques, indique la persistance de la dioécie. Comme on le voit, celle-ci n'est jamais absolue chez l'hexaploïde. Nous noterons aussi que la grande majorité des populations contenant des variants sexuels ont un variant commun, le mâle.

1° Distribution des variants sexuels dans les populations. — Quatre types principaux de populations peuvent donc se présenter chez l'hexaploïde : les populations monoïques normales, les populations androdioïques, les populations gynodioïques, enfin les populations presque dioïques.

Suivant la variabilité des proportions des individus sexuellement aberrants, l'androdioécie, la gynodioécie et la dioécie peuvent être plus ou moins accusées dans les populations; comme nous l'avons vu, il existe toujours des monoïques dont la fréquence peut aller de 15 à 100 %.

La répartition géographique de ces populations permet de subdiviser l'aire de l'hexaploïde, en Espagne et au Maroc, en plusieurs zones, caractérisées chacune par une fréquence plus élevée de l'un ou de l'autre des types sexuels (fig. 63).

a) **AIRE MONOÏQUE.** — Dans la portion de l'aire de l'hexaploïde comprise entre Banyuls et Almería, les populations monoïques sont hautement prédominantes. Dans cette région, les aberrations sexuelles sont quasi inexistantes. Lorsque des individus sexuellement aberrants sont présents, il ne s'agit, dans l'immense majorité des cas, que d'individus isolés, en faible nombre dans les populations. Le nombre des populations où ils se manifestent est négligeable.

Par contre, dans l'extrême Sud de l'Espagne, sur la totalité du Maroc, en Tunisie entre Sousse et Madhia, les populations sexuellement aberrantes sont en majorité. Plusieurs subdivisions régionales peuvent être tracées d'après la nature et la fréquence des types sexuels qu'elles contiennent.

b) **AIRES PRESQUE DIOÏQUES.** — Dans l'extrême Sud de l'Espagne, dans la zone comprise entre Malaga, Cadix, Gibraltar, les individus à fleurs mâles stériles constituent 45 à 60 % des populations naturelles et voisinent avec des mâles, dont la fréquence est de 20 à 45 %, les monoïques étant dans ces populations en minorité (20 à 40 %).

Ces populations caractérisées par une fréquence élevée des monoïques à fleurs mâles stériles, c'est-à-dire physiologiquement femelles, associés à des mâles, indiquent une différenciation locale où la diœcie est fortement accentuée et où la persistance ou l'établissement de cette diœcie est due à un type sexué déterminé : la stérilité mâle d'une fraction des monoïques.

Des subdioïques peuvent aussi être distingués au Nord-Est du Maroc, dans la région comprise entre la frontière Algéro-Marocaine et la plaine de la Moulouya. Cette zone est caractérisée par une fréquence élevée de mâles (8 à 45 %) et d'intersexués femelles très proches de l'état femelle (10 à 50 %). Ces individus mâles ou presque femelles sont associés à 45 à 75 % de monoïques. Contrairement à la première zone, la fréquence des monoïques reste élevée, la diœcie ne couvrant qu'environ 45 % de l'effectif numérique de chaque population; de plus, le caractère femelle ne se manifeste pas par la stérilité des fleurs mâles des pieds monoïques, mais par la présence d'intersexués femelles.

Une troisième zone où se manifeste la diœcie est comprise entre Fez, Meknès et Sefrou. La diœcie se distingue de la précédente par l'apparition dans les populations d'individus strictement femelles (plus de 50 % parfois), groupés avec des mâles, et par le petit nombre des monoïques qui oscille aux environs de 30 %.

c) AIRES ANDRODIOÏQUES. — L'une de ces aires est située dans le Sud-Est de l'Espagne entre Alméria, Grenade et Motril; la deuxième, dans la région côtière du Maroc, entre Tanger et Casablanca; la troisième est comprise dans le quadrilatère Marrakech, Kasba-Tadla et Oued-Zem.

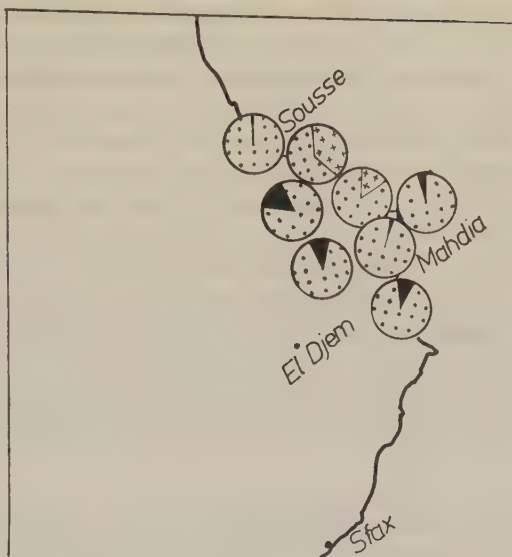
Dans ces trois zones, la majorité des populations comprend deux sortes d'individus : des monoïques, généralement plus de 50 %, et des mâles dont l'effectif numérique n'égale 50 % que dans une seule population.

En Tunisie (fig. 64), les populations hexaploïdes ne sont que faiblement andro- ou gynodioïques, sur la côte, entre Sousse et Madhia. La proportion des individus dioïques n'y excède que rarement 25 %. Il est à remarquer que ce n'est qu'en Tunisie que se manifeste la gynodiœcie, encore y est-elle très faible, puisque nous n'avons trouvé que deux populations gynodioïques, comprenant des monoïques et des monoïques à fleurs mâles stériles.

Chez l'hexaploïde, la composition d'une population naturelle en types sexués suffit donc à définir son origine. En effet, les populations monoïques ne proviennent que de la zone I (fig. 65), les androdioïques des zones 5, 6 ou 7; les populations fortement dioïques avec apparition d'individus strictement femelles de la zone 4. Les populations faiblement dioïques, où les pieds femelles ne sont que physiologiquement femelles, sont caractéristiques de la zone 2; quant à la

FIG. 64.

Distribution géographique et diagramme des fréquences des variants sexuels hexaploïdes en Tunisie. (Pour les signes, cf. fig. 63.)



zone 3, la diécie s'y manifeste grâce à la présence, à côté des mâles et des monoïques, de femelles et d'intersexués femelles.

Même si les différences d'un territoire à l'autre ne sont pas toujours absolues, s'il existe au fond des populations de composition inter-

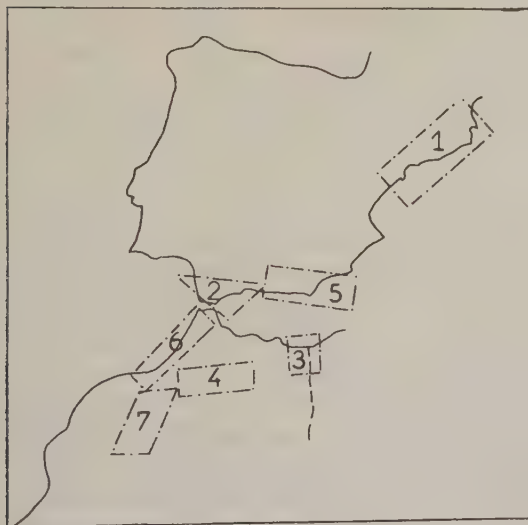


FIG. 65.

Position géographique des races sexuelles chez l'hexaploïde (1, race monoïque; 2, race faiblement dioïque à monoïques mâles-stériles; 3, 4, races presque dioïques; 5, 6, 7, races androdioïques).

médiaire, la différenciation régionale est nette. Si l'on applique la définition des races donnée par DOBZHANSKY (1951), c'est-à-dire « groupes de populations mendéliennes différant dans les fréquences d'un ou plusieurs variants génétiques, allèles ou structures des chro-

mosomes », les ensembles de populations précédemment mis en évidence correspondent effectivement à des races locales en voie de formation. L'hexaploïde comprend donc six races locales : une monoïque en Espagne; trois presque dioïques, l'une à femelles physiologiques, l'autre à intersexués femelles, la troisième à individus strictement femelles; enfin, deux races locales androdioïques existent aussi.

Entre ces races, il n'y a pas de limites absolues, les variants de l'une pouvant se rencontrer dans l'autre; seule varie leur fréquence au sein des populations d'une région donnée. Aussi existe-t-il un gradient de variation d'une race à l'autre. Nous remarquerons que certaines races géographiquement voisines, celles des zones 3 et 7 par exemple, diffèrent profondément par la composition de leurs populations, alors que des races plus distantes (zones 5 et 7) présentent une analogie de composition et des fréquences comparables de leurs variants sexuels.

2° *Bases génotypiques des races hexaploïdes.* — Afin de vérifier les fondements génotypiques de ces variants sexuels, nous avons procédé à la réalisation de F_1 expérimentales, à partir de diverses populations qui comprenaient des fréquences variables de chacun d'entre eux.

POPULATION D'ORIGINE

N° ET PROVENANCE	EFFECTIF	VARIANTS	%
13. <i>Fedala</i>	134	H (1) H fl. ♂ stériles	76 24
53. <i>Cadix</i>	143	♂ H fl. ♂ stériles H	36 47 17
88. <i>Beni-Mellal</i>	146	♂ H	50 50
81. <i>El Kelaa</i>	207	♂ H fl. ♂ stériles	65 35
101. <i>Imouzzar</i>	187	♂ ♂ H	32 33 35

(1) Dans ce travail, le signe monoïque est remplacé par la lettre H.

A la descendance, les divers types sexués obtenus sont exactement semblables à ceux de la population d'origine, et les proportions ne s'écartent pas de plus de 20 % environ de ce qu'elles étaient dans les populations initiales.

Les différents variants sexuels ne résultent donc pas d'anomalies

du développement, mais ont des fondements génotypiques bien définis.

A chaque type sexué correspond une combinaison génétique définie; comme la proportion des types sexués est variable, les variations sont celles des allèles ou des hétérochromosomes responsables, et les populations naturelles diffèrent donc par la fréquence d'un ou plusieurs « variants génétiques » (DOBZHANSKY, 1952), ce qui correspond exactement à la conception biosystématique d'une race.

3° *Causes et origine de la variabilité de l'hexaploïde.* — La formation des races locales que nous avons définies par leur composition en variants sexuels, pourrait résulter de l'action de facteurs sélectifs. Leurs différents types sexués auraient alors des propriétés physiologiques particulières, leur conférant une valeur adaptative aux microclimats.

Il ne semble pas pourtant qu'il y ait des relations directes entre la distribution des bioclimats et la localisation des variants : toutes les races locales sont soumises au même climat méditerranéen semi-aride. Seule la race 6 androdioïque, croît sous le climat subhumide, mais elle est identique par ses variants à la race 7, par exemple, soumise au climat semi-aride. De plus, les races comparables androdioïques du Sud de l'Espagne et du Sud Marocain poussent bien sous des climats semi-arides, mais les données thermiques de ceux-ci sont cependant différentes.

Etant donné que des corrélations étroites n'apparaissent pas entre la bioclimatologie et les variations régionales de la sexualité, il convient de rechercher si d'autres facteurs que l'écologie, notamment des variations fortuites, n'ont pas contribué à la formation des races sexuées :

a) EFFECTIF NUMÉRIQUE DE LA POPULATION. — Les populations de polyploïdes sont généralement d'aire assez restreinte et bien délimitée; l'effectif numérique d'un peuplement assez dense n'excède pas 500 individus, les populations dépassant 1 000 individus sont rares. Le plus souvent, l'effectif est compris entre 100 et 300 individus. Les limites de ces populations sont assez nettes, les graines étant projetées par éclatement de la capsule à de faibles distances. L'aire de l'hexaploïde est donc divisée en une multitude de populations bien séparées, d'effectif numérique assez réduit.

Cet effectif peut subir une réduction encore plus importante. Dans l'étage méditerranéen semi-aride, les pluies sont aléatoires d'une année à l'autre : en année pluvieuse, les annuelles croissent en grand nombre; en année sèche, leur développement est très limité, de telle sorte que d'une génération à l'autre, les populations naturelles subissent, du fait des conditions bioclimatologiques, des variations périodiques de leur effectif numérique.

Lorsque les populations sont périodiquement réduites à un faible nombre d'individus, il se crée, de ce fait, les conditions requises pour qu'une divergence s'établisse entre elles, par le jeu des fluctuations fortuites, c'est-à-dire par la fixation, ou la perte, au hasard de facteurs génétiques. En effet, lorsque les populations sont fluctuantes, tout se passe, dans les échanges géniques, comme si leur taille restait la plus petite qui soit (WRIGHT, 1940).

b) MODE DE DISSÉMINATION ET FÉCONDATION. — La fécondation est anémogame : donc, théoriquement, le pollen étant transporté sur de grandes distances par le vent, toutes les populations peuvent échanger des facteurs génétiques; mais le type de peuplement en populations plus ou moins isolées et assez bien circonscrites, limite les échanges et la majorité des fécondations se fait, ainsi, entre individus d'une même population. Cette limitation relative est aussi un facteur important de la divergence qui contribue, de toute évidence, à la localisation géographique de certains variants.

Chez les Mercuriales hexaploïdes, trois systèmes génétiques sont réunis : l'androdicécie, lorsque la fécondation s'effectue entre mâles et monoïques; la gynodicécie lorsqu'elle s'effectue entre femelles et monoïques; la dicécie lorsqu'elle s'effectue entre mâles et femelles. Enfin, l'autofécondation et la fécondation croisées sont toutes deux possibles chez les monoïques. Mais, dans tous ces cas, le pollen mis en liberté est transporté par le vent et, quelle que soit la diversité des variants sexuels d'une population, les fécondations se font au hasard.

On pourrait nous objecter que, chez les monoïques, les chances d'autofécondation sont plus grandes. En fait, l'éclosion de la fleur femelle, axe principal, se produit bien avant celle des fleurs mâles secondaires, si bien que les chances d'autofécondation ou de fécondation croisée sont sensiblement égales.

c) RELATIONS GÉNÉTIQUES ENTRE VARIANTS SEXUELS. — Enfin, pour pouvoir expliquer ces variations d'une population à l'autre, deux conditions essentielles sont encore requises : l'absence d'incompatibilité entre types sexués et le petit nombre des variants génétiques responsables.

Afin de vérifier l'existence de ces deux conditions, nous avons réalisé des croisements, à partir de types sexués provenant de populations géographiquement distinctes.

Les individus utilisés provenaient des régions suivantes :

♀ *Imouzzar* (Plaine de Ziz, région de Fez, Maroc); ♂ *Imouzzar* (id., Maroc);
H (1) à fleurs mâles stériles *Fedala* (Maroc); H *Imouzzar* (Maroc); H *Denia* (Espagne);
H *El Hajeb* (Tunisie); H *Moknine* (Tunisie).

(1) Dans ce travail, le signe monoïque est remplacé par la lettre H.

Les croisements réalisés ont été les suivants :

- I. ♀ (*Imouzzet*) × ♂ (*Imouzzet*);
- II. H (*Denia*) × ♂ (*Imouzzet*);
- III. H à fl. ♂ stériles (*Fedala*) × ♂ (*Imouzzet*);
- IV. ♀ (*Imouzzet*) × H (*Denia*);
- V. H à fl. ♂ stériles (*Fedala*) × H (*Imouzzet*);
- VI. H (*El Hajeb*) × H (*Moknine*);
- VII. H autofécondé (*Imouzzet*);
- VIII. H autofécondé (*Banyuls*).

La première génération a donné les proportions suivantes dans chacun des croisements :

CROISEMENT I

Nombre d'individus obtenus : 104.

♂	H	H sectoriaux	♀	Intersexués ♀
49	20	6	6	23
	26		29	

TOTAL : ♂, 49; H, 26; ♀, ou intersexués ♀, 29, soit 49 ♂, pour 55 H et ♀; ségrégation 1/1.

Nous avons obtenu dans la descendance des monoïques sectoriaux inconnus dans les populations naturelles : chez ces individus, la répartition des fleurs des deux sexes se fait en inflorescences unisexuées, construites sur le type diploïde et portées par des rameaux différents. Nous n'avons jamais rencontré de tels individus dans les populations naturelles, aussi pensons-nous qu'ils résultent d'anomalies du développement sous l'effet des conditions différentes de croisance, ce qui est d'ailleurs la cause la plus commune chez les végétaux. Les individus de la F_1 sont fertiles et peuvent donner une F_2 .

CROISEMENT II

H × ♂

Nombre d'individus obtenus : 254.

♂	H stériles ne formant jamais de graines	H formant des graines creuses, puis stériles	H stériles à paracyathium
65	97	87	5

TOTAL : ♂, 65; H, 189, ségrégation 1/3.

CROISEMENT III

H à fleurs ♂ stériles × ♂.

♂ stériles	♂ fertiles	H fl. ♂ stériles	H fl. ♂ très réduites	♀ stériles	H
108	8	81	25	3	3

TOTAL : ♂, 116; H et ♀, 112; ségrégation 1/1.

CROISEMENT IV

♀ × H

H stériles	Intersexués ♀	♀ stériles
34	19	51

TOTAL : H, 51; ♀, 53; ségrégation 1/1.

CROISEMENT V

H à fl. ♂ stériles × H.

H à fl. ♂ stériles	H	Intersexués ♀	♂ stériles	♂ fertiles
87	10	9	7	2

TOTAL : H, 97; intersexués ♀, 9; ♂, 9; soit 90 % H et intersexués; pas de ségrégation.

CROISEMENT VI

H × H.

H	♂
74	1

soit 99 % de monoïques pas de ségrégation.

CROISEMENTS VII ET VIII

H autofécondés.

Tous les pieds obtenus sont monoïques et fertiles.

Dans tous les croisements, les fécondations sont totales et donnent naissance à une F_1 , ce qui montre qu'il n'existe aucun mécanisme d'incompatibilité limitant les échanges ou s'opposant à l'autofécondation. Tous les croisements entre les différents variants sexuels

sont possibles; en ce qui concerne les fécondations, ces populations sont proches de l'état panmictique.

Les ségrégations obtenues dans la F_1 peuvent être ramenées à des proportions simples 1/1 et 1/3. Les mâles sont hétérozygotes par rapport aux femelles et aux monoïques; les femelles se comportent comme des hétérozygotes avec les monoïques; les monoïques sont homozygotes.

Sans présumer des facteurs réels de la détermination du sexe, qu'il s'agisse d'hétérochromosomes ou de gènes portés par des chromosomes différents, tout se passe comme si les facteurs génétiques responsables étaient en nombre très limité, malgré l'augmentation du nombre des chromosomes.

Les croisements réalisés montrent bien que les facteurs responsables des formes sexuées sont en faible nombre, ce qui est une condition favorable à la dérive génétique.

Toutes les conditions énumérées : populations séparées, variations de l'effectif numérique, pollinisation anémogame, compatibilité entre types sexués et faible nombre des variants génétiques, nous incitent à penser que l'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer la variation des caractères sexuels est l'action de la dérive génétique.

La localisation géographique peut parallèlement s'expliquer par une limitation des échanges en fonction de l'augmentation des distances.

d) VALEUR ADAPTATIVE DES SYSTÈMES GÉNÉTIQUES. — Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons établi la distribution des proportions d'un variant sexuel dans un ensemble de populations : l'allure générale des courbes obtenues est un élément d'information important. Toutes les races précédemment décrites ont deux variants communs, le mâle et le monoïque, correspondant, de toute évidence, aux mêmes facteurs génétiques.

Ainsi, dans un échantillonnage de 110 populations s'étendant de l'Espagne au Sud marocain, nous pouvons dresser l'histogramme (fig. 66) des fréquences pour le caractère mâle et le caractère monoïque; ce qui revient en somme à rechercher le sort du facteur génétique correspondant, dans les différentes colonies élémentaires en lesquelles l'espèce peut être subdivisée.

1° *Distribution de fréquence des variants mâles* (fig. 66, A). — Sur 110 populations, 78 ont des fréquences faibles, comprises entre 0 et 0,2; 27 des fréquences moyennes, comprises entre 0,2 et 0,4; enfin, 5 populations seulement présentent des fréquences comprises entre 0,4 et 0,5.

La fréquence maxima observée est 0,5, soit la moitié de l'effectif total. Donc, dans la majorité des populations, la proportion des mâles est faible. L'histogramme indique nettement une diminution très nette de la fréquence des mâles: cet élément tend vers la fréquence 0, donc à disparaître.

2° *Distribution des fréquences de l'élément monoïque* (fig. 66, B).

— L'histogramme est inversé par rapport à celui des mâles.

Les populations à fréquence élevée (de 0,7 à 1) sont, de beaucoup, les plus nombreuses, les populations où la fréquence est faible, 0,25 (minimum observé), les moins nombreuses.

Le diagramme de variation indique une tendance nette à la fixation; d'autre part, 26 des populations étudiées sont entièrement composées de monoïques.

La prépondérance du monoïque se fait au détriment des autres types. Une élimination progressive des femelles et des monoïques mâles stériles est concevable.

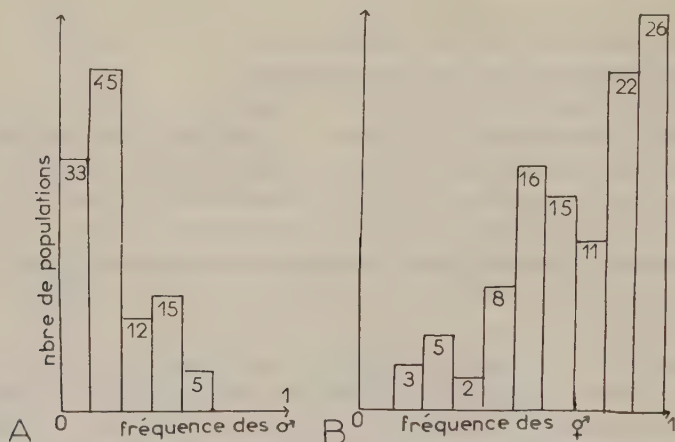


FIG. 66. — Histogramme des fréquences du variant sexuel mâle (A) et du variant sexuel monoïque (B) dans un échantillonnage de 110 populations réparties de l'Espagne au Maroc.

En résumé, un phénomène apparaît clairement sur l'ensemble des populations : dans toutes les races, l'état monoïque est prépondérant. Sa fréquence n'est jamais nulle; elle est, dans bien des cas, de 100 %.

Quelles en sont les raisons ? La courbe n'est pas une courbe en V généralement obtenue, lorsqu'il s'agit de fixation, ou de perte, au hasard dans une population limitée; dans la mesure où ces histogrammes pourraient être comparés aux courbes théoriques, la forme en L indiquerait l'effet de facteurs sélectifs en faveur de la monœcie.

Cette interprétation est concevable, car certains caractères du bioclimat semi-aride jouent en faveur de l'autofécondation. Dans le Sud de l'Espagne et au Maroc, la période de végétation est courte, comme dans tous les climats méditerranéens; les pluies sont toujours réparties pendant la saison froide. Le régime pluviométrique et la sécheresse estivale réduisent à quelques mois le cycle des plantes annuelles. Pour tous ces hexaploïdes, la période de végétation très courte s'étend de septembre à mars.

Dans ces conditions, une annuelle, dépourvue de moyens de reproduction végétative, doit produire le plus grand nombre possible de graines, dans une période restreinte, afin d'assurer sa perpétuation.

Le système génétique le mieux adapté est, dans ce cas, l'autofécondation qui permet une production de graines à la fois plus sûre et plus régulière; l'on peut donc s'attendre à ce que chez *M. annua* L., une sélection s'exerce, de ce fait, en faveur de l'état monoïque qui, seul, peut assurer une fécondation sans aléa.

D'autre part, lorsque des annuelles croissent dans les conditions précédemment définies, leurs populations ne peuvent se maintenir que si les plantules produites sont bien adaptées aux conditions du moment. Ainsi, un système génétique, préservant l'adaptation immédiate plutôt que la plasticité, aura une valeur sélective plus grande. Les types sexués monoïques rendent l'autofécondation possible, c'est-à-dire la survie des combinaisons bien adaptées : aussi, les types monoïques auront-ils tendance à se développer au détriment des autres variants sexuels.

e) CONCLUSIONS. — Il est logique de penser que l'accroissement des monoïques résulte de l'action des facteurs sélectifs, non pas en faveur du type sexué, mais plutôt en faveur du système génétique induit par la monœcie. Ce système est beaucoup mieux adapté aux conditions du climat semi-aride.

Toutefois, chez les Mercuriales annuelles hexaploïdes du Sud de l'Espagne et du Maroc, il existe actuellement une grande diversité dans les systèmes de reproduction, car, dans une aire relativement restreinte, sont réunis tous les intermédiaires entre deux systèmes opposés; il s'en dégage une ligne évolutive générale : l'expansion de l'autofécondation au détriment de la fécondation croisée. Dans l'Espagne du Nord et l'Espagne méridionale, la monœcie semble s'être établie à peu près complètement : la race monoïque hexaploïde espagnole serait donc la plus ancienne.

4° *Evolution de l'hexaploïde : barrières génétiques d'isolement.* — Certains croisements donnent naissance à une descendance stérile. Il existe donc au niveau de l'hexaploïde des barrières génétiques d'isolement. Deux types de stérilité se manifestent suivant les croisements :

a) STÉRILITÉ HAPLONTIQUE. — Dans les croisements $H \times \sigma$, $\varphi \times H$, mâles et femelles proviennent d'une population proche d'Imouzzer, les monoïques proviennent de Denia en Espagne; les populations d'origine diffèrent par la nature de leurs variants sexuels et par une position géographique éloignée. Le croisement entre individus de ces populations allopatriques donne naissance à une descendance entièrement stérile, quels que soient les types sexuels utilisés et quel que soit le sens du croisement. Les individus de la F_1 , femelles ou monoïques, ne forment pas de graines, quel que soit le pollen utilisé. Les inflorescences et les fleurs mâles sont cependant normalement

constituées : le pollen qu'ils fournissent ne féconde ni des individus femelles, ni des monoïques, ni des monoïques à fleurs mâles stériles dont la fertilité est reconnue. Cette stérilité n'affecte pas le développement des organes reproducteurs, mais se situe dans la physiologie de la fécondation et des gamètes; elle est donc haplontique ou zygotique (MÜNTZIG, 1930).



FIG. 67. — Métaphase I dans un hybride hexaploïde *Denia* × *Imouzzar* (Maroc). 7 univalents sont visibles.

La méiose étudiée dans les cellules-mères du pollen, chez le mâle et les monoïques, présente les mêmes types d'anomalies, quel que soit le sens du croisement (fig. 67); il se forme généralement des univalents dont le nombre oscille entre 4 et 7.

b) STÉRILITÉ HAPLO-DIPLONTIQUE. — Dans les croisements H à fleurs ♂ stériles × ♂ et H à fleurs mâles stériles × H dont les monoïques à fleurs mâles stériles proviennent de Fedala, les mâles et les monoïques d'Imouzzar, la descendance présente deux types de stérilité.

Celle-ci peut affecter aussi bien les gamètes que les organes reproducteurs. Les organes reproducteurs femelles sont toujours normalement constitués, mais la production de graines n'excède pas 25

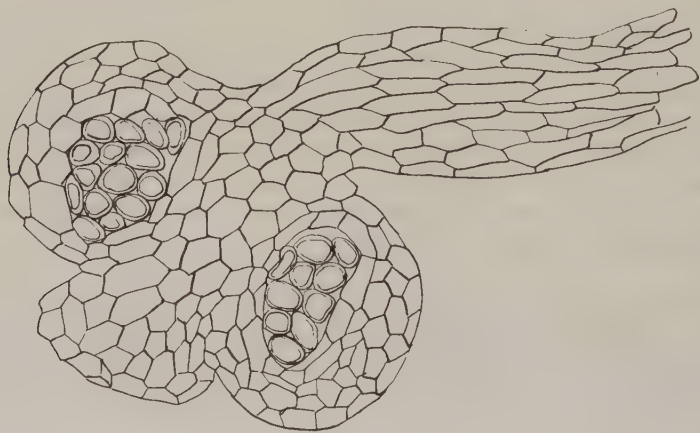


FIG. 68. — Anthère atrophiée d'un monoïque présentant une stérilité mâle accusée; dans l'anthère, quelques cellules-mères des grains de pollen.

à 30 % des carpelles; beaucoup sont creuses, une faible fraction seulement peut germer. Cette faible fertilité n'est obtenue que dans les croisements en retour avec les mâles d'Imouzzar fertiles. La stérilité, étant donné le développement normal des organes reproducteurs ♂, est haplontique.

Comme chez les monoïques, les organes reproducteurs mâles sont

atrophisés. Les fleurs mâles sont généralement réduites au périanthe, leurs étamines sont inexistantes. On retrouve dans la F_1 tous les stades d'atrophie de l'androcée qui se manifestent dans les conditions naturelles (pp. 675-676). Le caractère mâle stérile est transmis à la totalité de la F_1 . Ici, la stérilité affecte le sporophyte, elle est donc diplontique.

Cependant, quelques anthères atteignent un degré de maturité suffisant; un petit nombre de cellules, 4 à 16, peut subir la réduction chromatique (fig. 68). Quel que soit le sexe des individus, la méiose présente les mêmes anomalies, formation de ponts anaphasiques, aux anaphases I et II (fig. 69, C, G), d'univalents (fig. 69, B, A), retard dans le moment de clivage, répartitions inégales, etc. (fig. 69, D, E, F). De plus, lorsque le pollen est constitué, il est irrégulier (fig. 69, H).

Un croisement en retour effec-

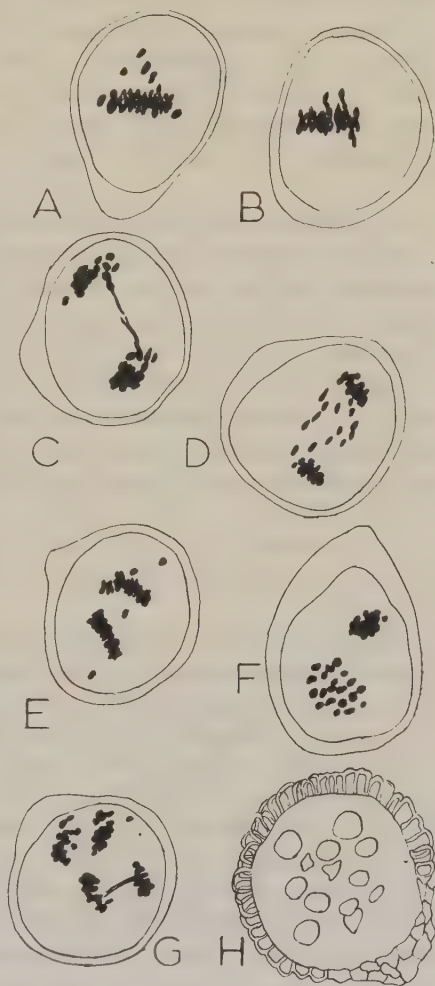


FIG. 69. — Différents stades de la méiose chez un hybride, monoïque à fleurs mâles stériles $\times$ mâle; en A et B, 2 à 6 univalents visibles; C, chromosomes retardataires au cours de l'anaphase I; D, pont anaphasique chromosomique sans fragment acentrique; E, Métaphase II, certains chromosomes sont séparés; F, Métaphase II montrant une distribution inégale (20 chromosomes dans l'une des plaques); G, ponts anaphasiques chromosomiques à l'anaphase II; H, pollen stérile de taille variable.

tué avec les mâles a redonné, dans les quelques plantes obtenues, les mêmes types sexués : le caractère mâle-stérile est passé entièrement à la descendance; il n'y a pas de ségrégation pour ce caractère qui était inhabituel à l'origine.

Ce fait indiquerait la présence d'un facteur cytoplasmique. La transmission de la stérilité mâle par le cytoplasme est d'ailleurs très répandue chez les plantes supérieures (HUXLEY, 1942; OWEN, 1945). Il semble bien que ce mécanisme se retrouve chez *M. annua*.

A ce propos, il est à remarquer qu'au Maroc, on ne rencontre

jamais, dans la même population, des mâles fertiles et des monoïques mâles stériles. Par contre, la présence simultanée de ces deux types sexués se rencontre en Espagne, et, dans ce cas, le caractère mâle stérile ne s'étend pas à toute la descendance, mais à une seule catégorie d'individus. Cette observation suggère l'interaction d'un ou plusieurs facteurs cytoplasmiques avec plusieurs couples d'allèles, comme cela se produit chez la betterave (OWEN, 1945).

Le croisement H à fleurs mâles stériles marocain par des H espagnols a donné naissance à une F_1 entièrement composée de monoïques à fleurs mâles stériles, ce qui confirme l'hypothèse précédente.

5° Conclusions : la systématique de l'hexaploïde : *M. ambigua* L.

— Dans ce taxon, se différencient des unités élémentaires régionales, séparées par la nature de leurs variants sexuels et par des différences géniques assez profondes pour déterminer la stérilité de leurs hybrides.

Les variations d'effectif numérique, qui affectent périodiquement ces populations, indiquent que les fluctuations dues au hasard ont dû tenir un rôle important dans la formation de ces races, puisque la sélection s'exerce plutôt sur les systèmes génétiques que sur les types sexués.

La prédominance des monoïques est facilement explicable par la valeur adaptative plus élevée de l'autofécondation sous le climat semi-aride.

La partie la plus importante de l'aire des diploïdes à reproduction biparentale présente une période de végétation continue (Espagne du Nord, majeure partie des territoires français et italien), c'est-à-dire que le maintien des génotypes immédiatement adaptables aux conditions du moment n'est pas nécessaire.

Les hexaploïdes, où domine la monœcie et où l'autofécondation est de ce fait très répandue, habitent les territoires où la période de végétation est toujours très courte et variable dans sa durée, nécessitant le maintien de génotypes immédiatement adaptés.

L'analyse de quelques populations montre que la diœcie persiste sous plusieurs formes dans certaines races locales, alors qu'elle a disparu chez d'autres. Chez les hexaploïdes, des étapes intermédiaires entre la diœcie et la monœcie absolue, peuvent être retracées : il est logique d'en conclure que la monœcie, induite par la polyploidie, n'y est devenue majoritaire que sous l'action de facteurs sélectifs, ce que confirmeront nos recherches expérimentales sur l'origine des polyploïdes, ainsi qu'on verra plus loin.

La limitation des échanges entre populations, jointe à l'autofécondation, ont eu pour effet l'établissement de barrières d'isolement entre les sippes hexaploïdes, alors que chez les diploïdes, ces barrières sont pratiquement inexistantes.

La stérilité hybride ne justifie pas pour autant l'attribut de sous-

espèce ou d'espèce aux subdivisions constatées dans le taxon hexaploïde, car elle apparaît aussi bien entre sippes voisines que sippes allopatriques; elle paraît aussi indépendante des facteurs sexuels et morphologiques.

Le cytotype à $6x = 48$, que nous appellerons *Mercurialis ambigua* L., car l'exemplaire décrit par le savant suédois correspond vraisemblablement à ce cytotype, est une espèce bien distincte de l'espèce diploïde *M. annua* L., mais qui doit être considérée, malgré la stérilité de certains hybrides, comme polytypique, les unités infra-spécifiques à l'intérieur de ce taxon n'étant pas encore nettement différenciées.

La situation rencontrée chez *M. annua* L. et *M. ambigua* L. s'oppose à celle des autres complexes polyploïdes chez lesquels la différenciation s'observe, surtout au niveau diploïde, la polyploïdie ayant pour conséquence l'effacement des barrières d'isolement entre sippes d'un même niveau de ploïdie (HUXLEY, 1942; EHRENDORFER, 1955, etc.).

Chez les Mercuriales annuelles, c'est au contraire chez les polyploïdes que l'évolution est divergente par suite du système génétique induit par la polyploïdie. Le développement ou l'effacement des barrières d'isolement n'est donc pas fonction de la polyploïdie, mais est surtout conditionné par le système génétique et l'isolement.

B. — CARACTÈRES SEXUELS DES TÉTRAPLOÏDES, OCTOPLOÏDES, DÉCAPLOÏDES, DODÉCAPLOÏDES ET TÉTRADÉCAPLOÏDES

1° Tétraploïdes. — De nombreuses populations tétraploïdes ont été examinées; un échantillonnage de 50 populations réparties au hasard sur toute l'étendue de l'aire ont été étudiées (fig. 70). Dix-huit, soit 30 % seulement, présentent des aberrations sexuelles et, parmi celles-ci, la proportion des variants sexuels, autres que les monoïques n'atteint jamais 50 % de l'effectif numérique. Chez le tétraploïde, la monœcie est beaucoup plus répandue (64 % des populations sont entièrement monoïques) que chez l'hexaploïde.

Les variants sexuels caractéristiques du tétraploïde sont la stérilité des fleurs mâles chez les monoïques (fig. 62, type F), le développement d'inflorescences en paracyathium et d'inflorescences mâles (fig. 62, E et G), jointes à des inflorescences monoïques.

En conséquence, le tétraploïde n'est jamais androdioïque, mais toujours gynodioïque ou monoïque.

Les variants sexuels sont répartis plus ou moins régulièrement sur toute l'étendue de son aire, et des races sexuelles ne se différencient pas chez le tétraploïde.

De plus, certaines anomalies sexuelles, telles que la transformation

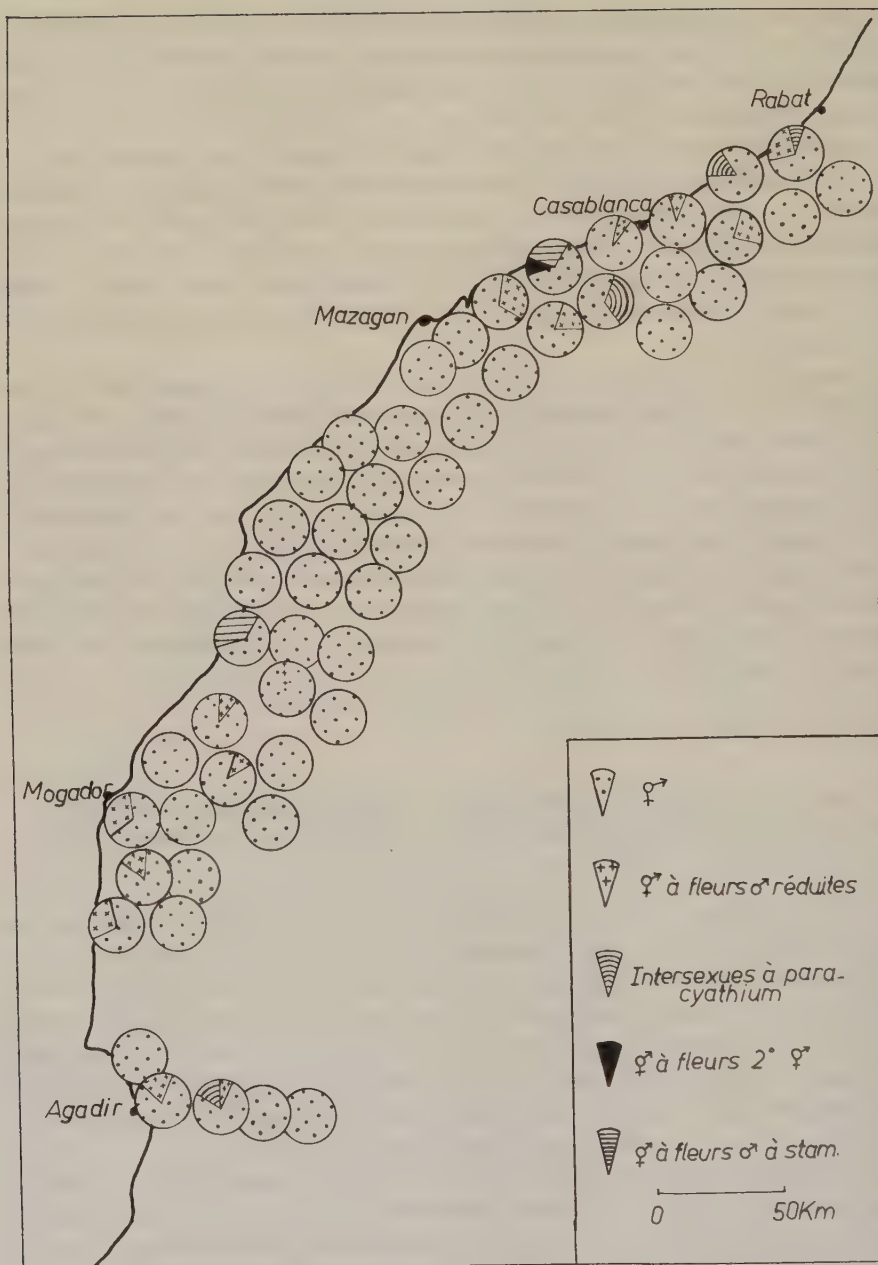


FIG. 70. — Distribution géographique et diagrammes de fréquence des variants sexuels chez le tétraploïde.

des étamines en staminodes, ou en carpodes, sont propres aux tétraploïdes.

Afin de vérifier les fondements génotypiques de ces anomalies, la

descendance de 6 populations, différant par la proportion ou par la nature des variants sexuels qu'elles contiennent, ont été étudiées :

Oued Krellata	{ 22 % H à fleurs ♂ stériles. 7 % H à paracyathium.	
Tamanar	25 % H à fleurs ♂ stériles.	
Oued Cherrat	27 % de H à paracyathium.	
Casablanca	40 % H à fleurs mâles stériles	{ 30 % à staminodes. 10 % à carpodes.
Smimou	{ 10 % H à fleurs mâles stériles. 40 % H à fleurs mâles stériles.	

Dans la descendance de ces populations, les différents types de variants sexuels se retrouvent identiques à ceux de la population d'origine. La proportion ne s'écarte pas significativement de celle des populations dont elles proviennent.

Nous pouvons donc conclure, comme pour l'hexaploïde, que les populations comprenant des variants sexuels différent par des fréquences variables de facteurs génétiquement déterminés.

De plus, les amplitudes de variation numérique entre populations sont comparables à celles de l'hexaploïde, quoique dans la région de Mazagan-Mogador, nous ayons rencontré plusieurs populations dépassant 1 000 individus.

Chez le tétraploïde, plus ancien, la monœcie a pris une place nettement prépondérante sous l'action des mêmes facteurs sélectifs, et certains variants sexuels, tels que les mâles et les femelles, ont complètement disparu. Le tétraploïde est plus évolué que l'hexaploïde, quoique dans certaines races de ce dernier, la monœcie soit complètement établie.

En somme, la principale différence, entre hexaploïdes et tétraploïdes, se situe dans les caractères sexuels : l'absence de pieds mâles chez le tétraploïde, l'absence de pieds monoïques à paracyathium chez l'hexaploïde, suffisent à différencier les deux niveaux de ploïdie.

2° Niveaux élevés de ploïdie. — Chez l'octoploïde, il n'existe pas, à vrai dire, de variants sexuels bien tranchés; la monœcie est bien établie, les variations n'intéressent que le nombre des fleurs mâles de l'inflorescence.

On rencontre des monoïques à fleurs mâles nombreuses (en cymes bipares, fig. 62, B); des monoïques à inflorescence mâle plus pauvre, en cyme unipare (fig. 62, C); des intersexués à paracyathium (fig. 62, A).

La proportion de ces trois types sexués varie de population à population chez l'octoploïde (fig. 71). L'effectif numérique varie dans les mêmes proportions que pour le tétraploïde et pour l'hexaploïde.

Le caractère sexuel distinctif des octoploïdes est la fréquence élevée que peuvent atteindre les intersexués à paracyathium dans certaines populations, ainsi que l'importance plus ou moins grande du déve-

loppement de l'inflorescence mâle. Sur 37 populations examinées, 15 seulement comprennent des variations de l'inflorescence (fig. 71).

En culture, certains individus octoploïdes présentent des différences de sexualité en cours de croissance : beaucoup sont mâles avant de devenir monoïques à paracyathium. N'ayant jamais rencontré de mâles dans les populations naturelles, nous en concluons que ceux-ci

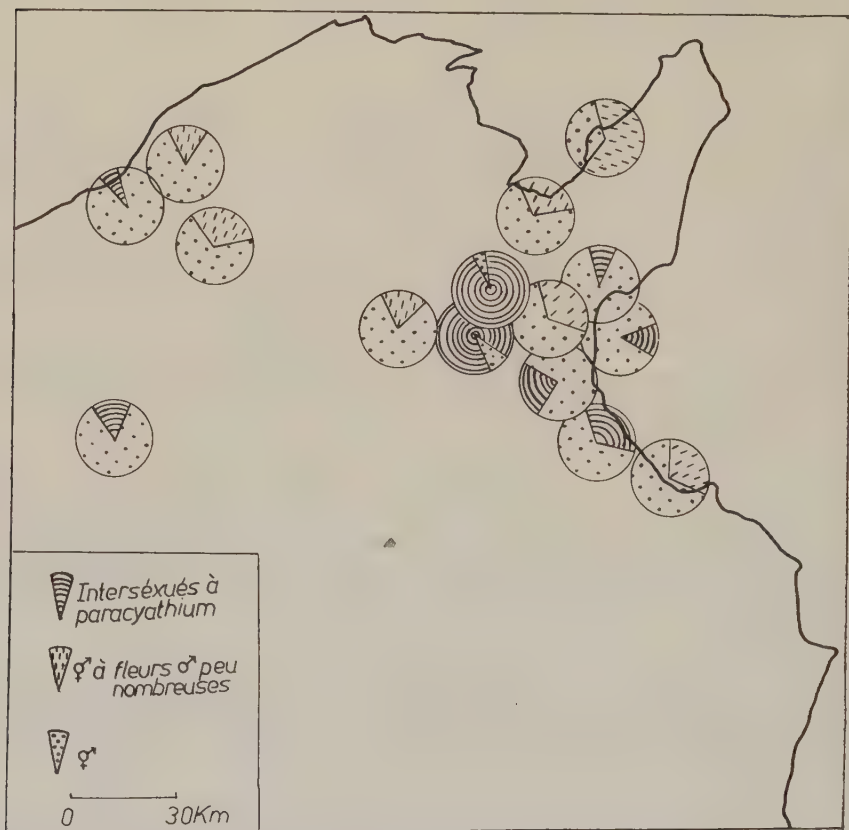


FIG. 71. — Distribution et fréquence des variants sexuels chez l'octoploïde de Tunisie.

sont apparus sous l'effet des conditions écologiques différentes. Les octoploïdes sont les seuls taxa sur lesquels nous ayons constaté des modifications de la sexualité provoquées par un changement climatique.

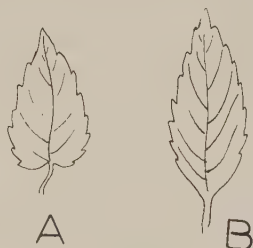
Chez les cytotypes déca- et dodécaploïdes, on ne rencontre pas de variations importantes de la sexualité. La monécie y est régulière avec deux types d'inflorescences, l'une à fleurs mâles en grand nombre (fig. 62, B), l'autre à fleurs mâles en petit nombre (fig. 62, C) dont les proportions varient suivant les populations.

Le niveau de ploïdie tétradécaploïde peut être identifié par ses caractères sexuels. La monœcie est régulière, mais l'inflorescence monoïque, constituée d'une fleur centrale femelle et d'une cyme unipare mâle dont le nombre de fleurs varie, est le plus souvent réduite à une ou deux fleurs seulement.

II. CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES POLYPLOÏDES

Les caractères morphologiques présentant des variations importante sont, comme chez les diploïdes, le port, la taille, la couleur et la forme des feuilles, la dentelure foliaire marginale, les pilosités carpellaire et foliaire.

De l'étude de la variabilité de ces caractères dans les populations, peuvent être dégagées des différences morphologiques entre cytotypes.



1° Caractères morphologiques du tétraploïde.

1° Description. — Leur couleur est, dans la majorité des cas, vert clair; elle n'est que très rarement foncée.

Les tiges sont glabres, comme chez le diploïde, ou ciliées.

Le limbe foliaire est généralement cordiforme (fig. 72, A) ou

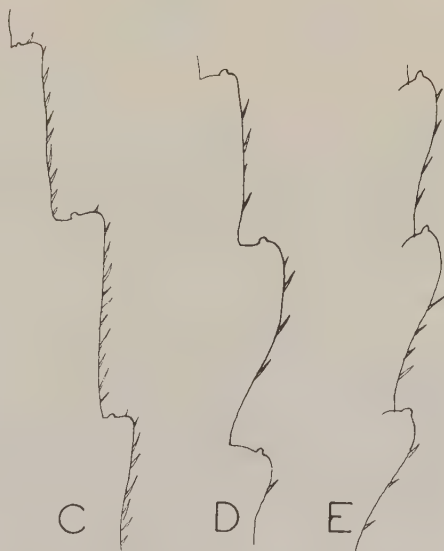


FIG. 72. — Morphologie des feuilles chez le tétraploïde. A, oblongue; B, lancéolée; C, D, marges foliaires à dents en angle droit; E, dents marginales arrondies recouvrantes.

lancéolé (fig. 72, B). Sa taille, comprise entre 3,5 et 5 cm, est plus réduite que celle des diploïdes; le pétiole est court.

Le nombre des dents marginales compris entre 6 et 9 suivant l'âge de la feuille varie peu.

Les dents sont bien marquées; en général, elles sont aiguës en

angle droit (fig. 72, *C* et *D*); plus rarement, elles sont arrondies, recouvrantes (fig. 72 *E*). La forme des dents foliaires en angle droit est un élément sensiblement constant du phénotype des tétraploïdes. C'est là, avec la couleur, une différence essentielle avec les diploïdes.

La pilosité est variable : les cils se retrouvent sur les marges foliaires, les carpelles et le péricarpe des fleurs mâles. La pilosité marginale des feuilles est variable, mais les feuilles ne sont jamais glabres (fig. 72, *D*, *E*).

Le péricarpe des fleurs mâles peut porter des cils en nombre variable (fig. 73, *A* et *C*), mais ce caractère, propre aux polyploïdes, n'est pas constant.

La pilosité carpellaire est toujours limitée à la suture dorsale des

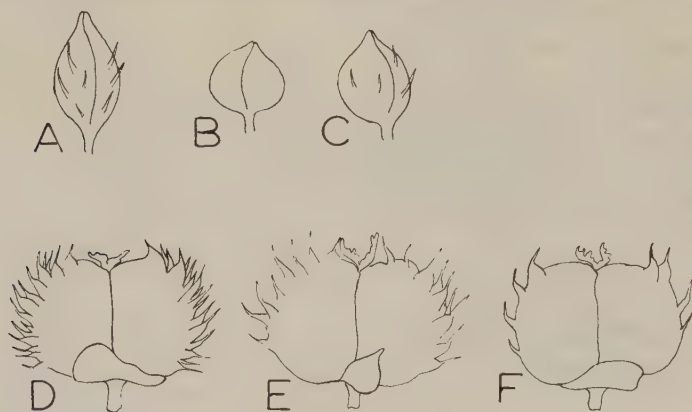


FIG. 73. — A-C : Morphologie des boutons floraux mâles et des carpelles chez le tétraploïde. A, bouton mâle allongé en fuseau et cilié; B, bouton mâle court, arrondi et glabre; C, bouton mâle de type intermédiaire. — D-F : carpelle des tétraploïdes : D, carpelle cilié; E, carpelle faiblement cilié; F, ciliature carpellaire rappelant celle du diploïde *M. Huetii*.

carpelles (fig. 73, *D*, *E*, *F*). Cette pilosité plus ou moins importante peut être quelquefois aussi réduite que chez *M. Huetii* (fig. 73, *F*).

La forme des boutons floraux mâles est arrondie (fig. 73, *B*) ou allongée (fig. 73, *A*). Il existe de nombreux intermédiaires entre ces deux types extrêmes (fig. 73, *C*).

Le nombre des étamines est élevé : il est au moins égal à 15 et dépasse souvent 20; ce caractère est différentiel entre tétraploïdes et diploïdes.

Les carpelles sont plus petits que ceux des diploïdes.

2° Distribution dans les populations naturelles. — La variabilité des caractères morphologiques est perceptible sur des territoires géographiques restreints; souvent, à l'intérieur d'une seule et même population.

On rencontre deux types de populations : dans certaines, le phénotype ne présente pas de variations importantes; dans d'autres, au

contraire, certains caractères sont variables et, dans la majorité des populations observées, cette variation est discontinue; les caractères différents apparaissent « en ségrégation » dans la population.

Ainsi, dans beaucoup d'entre elles, on observe l'un des caractères suivants :

Périanthe mâle cilié; périanthe mâle glabre.

Carpelles fortement ciliés; carpelles à ciliature pauvre.

Boutons mâles courts et arrondis; boutons mâles allongés en fuseau.

Les individus à ciliature intermédiaire, ou dont la forme des boutons mâles est incertaine, sont, le plus souvent, les moins nombreux.

Dans certaines populations, on n'observe que la variation de l'un des éléments du phénotype; dans d'autres, la variation intéresse plu-

sieurs caractères et, dans ce cas, deux phénotypes sont prépondérants, ce qui montre que les caractères dont la variabilité a été pré-

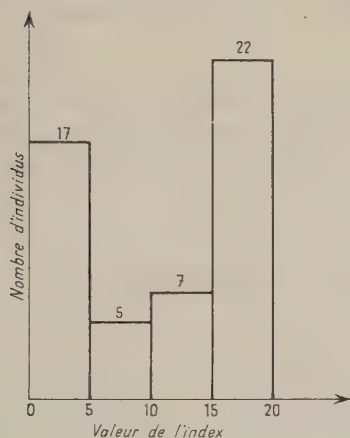


FIG. 74.

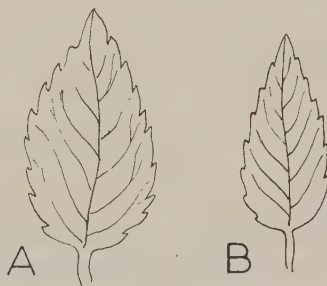


FIG. 75.

FIG. 74. — Diagramme indiquant la distribution des phénotypes dans une population tétraploïde : deux phénotypes sont dominants.

FIG. 75. — Deux types foliaires rencontrés dans une seule population tétraploïde. A, type foliaire associé à l'inflorescence en paracyathium; B, type foliaire associé à l'inflorescence normale.

cédemment décrite ne ségrègent pas au hasard mais, dans bien des cas, sont liés.

Ainsi, le caractère boutons mâles courts arrondis (fig. 73, B) est le plus souvent associé avec le caractère glabre, alors que les boutons mâles est intermédiaire, sont, le plus souvent, les moins nombreux.

L'étude de certaines populations, où plus de deux caractères varient, peut être réalisée en affectant chaque caractère d'un coefficient convenablement choisi en fonction des phénotypes dominants : pour un échantillon de 51 individus, prélevés dans une population de Mazagan, on obtient les coefficients et les diagrammes suivants (fig. 74) :

Boutons mâles ronds	0	Boutons mâles en fuseau ...	5
Périanthe mâle glabre	0	Boutons mâles velus	5
Tiges glabres	0	Tiges velues	5
Carpelles ciliés	5		

Beaucoup de populations présentent une variation identique : deux phénotypes formés par l'association de plusieurs caractères morphologiques, peuvent être associés à des caractères sexuels : dans certaines populations, le caractère du limbe large à dents profondes (fig. 75, *A*) est nettement associé aux inflorescences en paracyathium; le limbe de taille normale (fig. 75, *B*) à dents moins profondes, est associé aux inflorescences sessiles normales.

Ces caractères sont héréditaires et réapparaissent dans la descendance des populations réalisées expérimentalement. Toutefois, les proportions s'écartent des populations d'origine.

Ces différents caractères n'ont, de toute évidence, pas de valeur adaptative; étant donné que les populations comprennent principalement deux catégories d'individus, l'hypothèse d'un polymorphisme balancé peut être admise.

Certains caractères morphologiques et sexuels sont constants et par suite différentiels des tétraploïdes : la couleur vert clair, la dentelure foliaire en angle droit et le nombre des dents marginales; enfin, la monœcie et la gynodioëcie, le tétraploïde n'est jamais androdioïque.

2° Caractères morphologiques de l'hexaploïde.

1° Description. — Leur couleur est variable, du vert clair au vert foncé. Les tiges sont toujours glabres.

La forme du limbe est soit oblongue (fig. 76, *A* et *B*), lancéolée (fig. 76, *C* et *D*) ou intermédiaire (fig. 76, *G*, *E*, *F*); le pétiole est court.

Le nombre des dents marginales est compris entre 3 et 9 (fig. 76); il n'atteint jamais les chiffres élevés observés chez les diploïdes.

Les dents marginales sont bien détachées : soit aiguës (fig. 76, *H*, *I*), soit en angle droit (fig. 76, *J*, *H*), comme chez le tétraploïde, soit plus rarement arrondies recouvrantes (fig. 76, *M*). Les caractères de la dentelure foliaire séparent les hexaploïdes des diploïdes.

La pilosité des marges, ou des carpelles (fig. 76 et 77), est variable; certaines feuilles et certains carpelles sont entièrement glabres (fig. 76, *L* et 77, *C*).

Les boutons mâles présentent le même polymorphisme que chez le tétraploïde : ils peuvent être allongés (fig. 77, *D*) ou arrondis (fig. 77, *E*), glabres ou velus (fig. 77, *F*).

2° Distribution dans les populations naturelles. — Deux types de variation peuvent être distingués chez les hexaploïdes.

a) **VARIATIONS LOCALES.** — Les variations sont perceptibles entre populations voisines et souvent dans une seule et même population. Ainsi, à Segorbe (Espagne), dans une population se retrouvent simultanément en quantité importante des individus à carpelles et marges

foliaires glabres (fig. 77, C) et des individus à carpelles et marges foliaires ciliés (fig. 77, A).

Des observations analogues peuvent être faites pour d'autres caractères tels que la forme des boutons mâles et leur ciliature.

Chez les hexaploïdes, il existe tous les intermédiaires entre les populations uniformes et les populations, où deux types opposés sont prédominants. Ces caractères sont héréditaires.

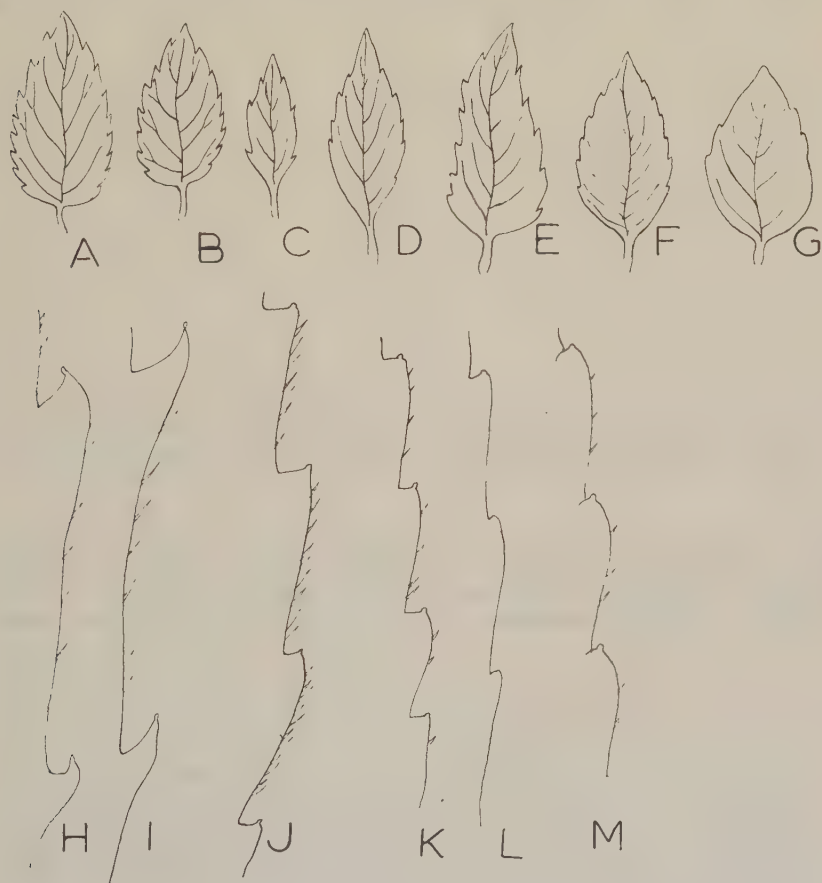


FIG. 76. — Morphologie foliaire des hexaploïdes, forme du limbe et dentelure marginale. A, B, cordiforme; C, D, lancéolé; D, E, F, G, intermédiaire; H, I, dents aiguës; J, K, dents en angle droit; L, marge foliaire glabre; M, dents arrondies recouvrantes.

b) VARIATIONS RÉGIONALES. — Parallèlement à ces variations locales, intéressant surtout la pilosité ou la forme des feuilles, on distingue nettement, chez l'hexaploïde, une variation régionale des caractères morphologiques.

En Espagne, dans le Nord et l'Est du Maroc, la couleur vert foncé est dominante, la plante de taille généralement assez élevée, la

forme des dents foliaires marginales régulièrement en angle droit ou aiguës (fig. 76, A, B, C, D, H, I, J, K).

Dans le Sud-Ouest du Maroc, la couleur claire est dominante, les

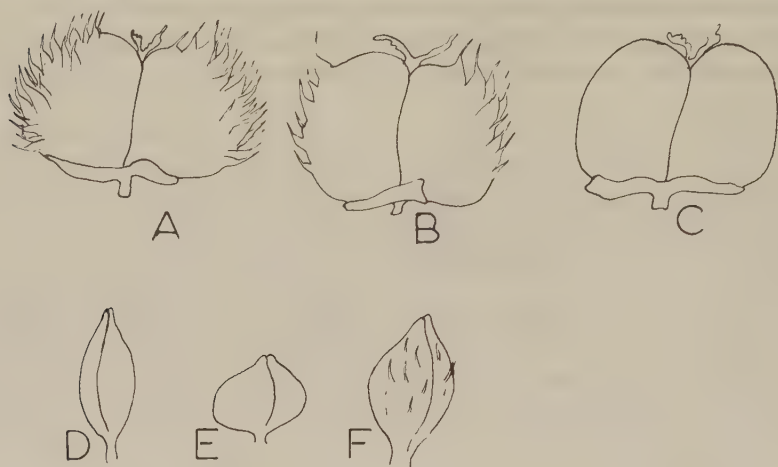


FIG. 77. — Morphologie des carpelles et des boutons floraux mâles chez les hexaploïdes. A, carpelles fortement ciliés; B, faiblement ciliés; C, carpelles glabres; D, bouton mâle allongé en fuseau; E, bouton mâle court arrondi; F, bouton mâle cilié.

dents marginales régulièrement en angle droit, si bien que le phénotype ne se différencie en rien de celui des tétraploïdes.

Enfin, en haute montagne, le phénotype est spécial; les plantes

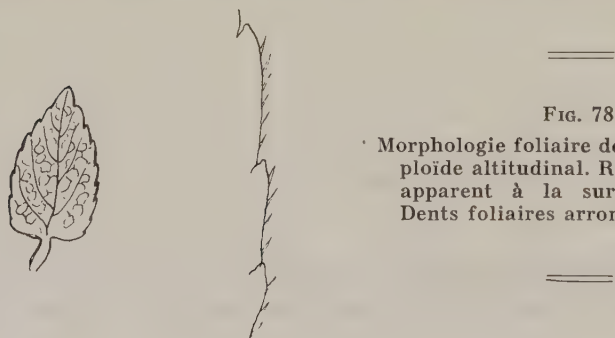


FIG. 78.

Morphologie foliaire de l'écotype hexaploïde altitudinal. Réseau vasculaire apparent à la surface du limbe. Dents foliaires arrondies.

sont très foncées, naines, les dents marginales foliaires ne sont pas aiguës, mais arrondies recouvrantes (fig. 76, M), et la vascularisation forme souvent à la surface du limbe un réseau apparent blanchâtre (fig. 78).

Les cultures ont montré que tous ces caractères sont héréditaires. Donc, parallèlement à la formation des races sexuelles, on assiste

à une différenciation régionale du phénotype. La valeur de ces différences morphologiques est incertaine, compte tenu de l'existence de barrières d'isolement entre races locales.

Il est tout de même possible de distinguer un écotype espagnol monoïque et trois écotypes marocains : l'un dont le phénotype est celui de l'espagnol, mais subdivisé en races sexuelles locales, l'autre dont le phénotype est celui du tétraploïde, subdivisé aussi en races sexuelles, enfin, le troisième qui est un écotype altitudinal.

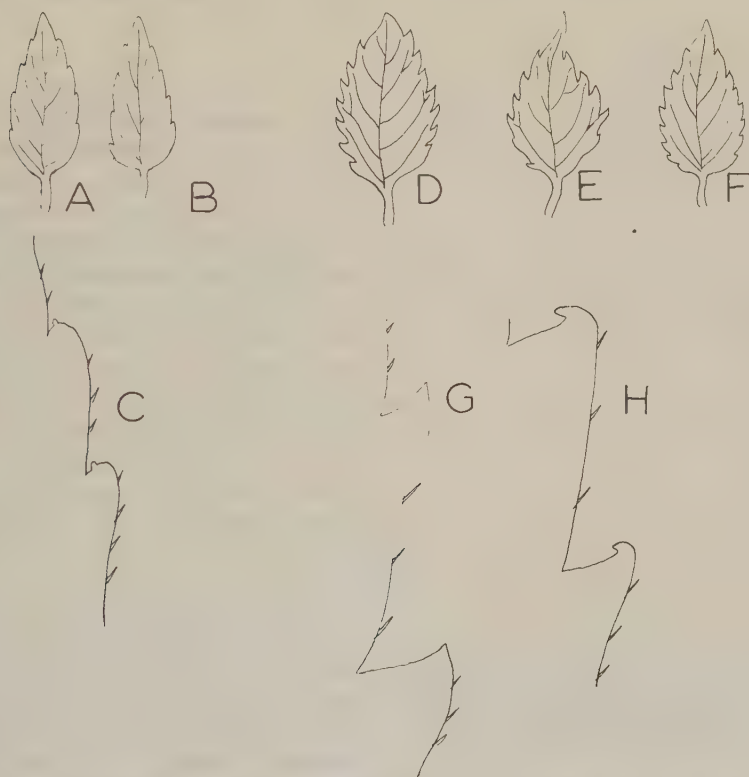


FIG. 79. — Morphologie foliaire de l'octoploïde. A, B, C, feuilles et marges foliaires de l'écotype corso-sarde; D, E, F, G, H, feuilles et dents foliaires de l'écotype tunisien.

3° Caractères morphologiques de l'octoploïde.

Des variations de faible amplitude affectent aussi les populations d'octoploïdes.

Mais ici, une différenciation régionale nette apparaît entre les sippes de Tunisie et celles de Corse et Sardaigne : les octoploïdes de Corse et Sardaigne sont caractérisés par un limbe foliaire oblong dont les dents marginales sont en petit nombre, arrondies, se recouvrant l'une l'autre (fig. 79, A, B, C). Les octoploïdes de Tunisie ont un limbe

foliaire lancéolé, portant, au contraire, des dents marginales en plus grand nombre, aiguës et profondes (fig. 79, D, E, F, G, H).

C'est chez les octoploïdes que la différenciation en écotypes régionaux bien distincts est la plus nette. En l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons distinguer un écotipe corso-sarde et un écotipe tunisien : ce dernier différant des autres polyploïdes par la morphologie de ses feuilles ; le corso-sarde est surtout caractérisé par sa tige cassante, sa morphologie étant très proche de celle des autres polyploïdes.

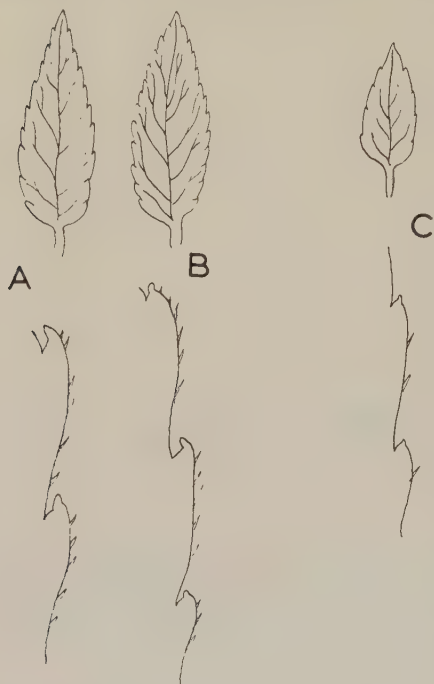


FIG. 80. — Morphologie foliaire des polyplloïdes d'ordre élevé. A, décaploïde ; B, dodécaploïde ; C, tétradécaploïde.

4° Caractères morphologiques des polyplloïdes d'ordre élevé.

DÉCAPLOÏDES ET DODÉCAPLOÏDES. — Tous deux sont très voisins. En Corse et en Sardaigne, où leurs aires interfèrent avec celle de l'octoploïde, ils se différencient de ce dernier par le nombre de leurs dents foliaires généralement élevé (fig. 80, A et B), compris entre 9 et 12 (4 à 7 pour l'octoploïde). Ces dents sont plus aiguës et profondes que celles de l'octoploïde corso-sarde.

TÉTRADÉCAPLOÏDES. — Cette race est une plante naine ne dépassant pas 20 à 30 cm de hauteur ; elle est peu ramifiée.

Le limbe étroit est peu profondément denté et n'a que 3 à 5 dents (fig. 80, C). La couleur est

vert clair. Nous savons, par ailleurs, que cette race se caractérise par l'extrême réduction du nombre de ses fleurs mâles.

5° Conclusions.

La principale différence entre diploïdes et polyplloïdes se place dans le mode de variation des caractères morphologiques.

Chez les diploïdes, la variation est continue et ne devient perceptible que sur des distances assez considérables.

Chez les polyplloïdes, la variation est discontinue de population à population et se manifeste sur des territoires de faible étendue, souvent dans une seule et même population.

Une relation étroite peut alors être établie entre ces modes de variation et les systèmes génétiques des polyploïdes et des diploïdes.

La variation clinale observée chez les diploïdes est conditionnée par leur mode de reproduction toujours biparentale; chez les polyploïdes, la variation discontinue est en relation directe avec l'autofécondation, très répandue du fait de la monœcie.

Les observations réalisées chez *M. annua* L. s'accordent avec les théories généralement admises sur la variation des caractères morphologiques en fonction des systèmes génétiques : les variations clinales se rencontrent chez les espèces à fécondation croisée, anémogames, alors que les espèces où l'autofécondation domine, sont isolées en colonies différentes entre elles, mais où le phénotype est homogène si elles sont prises séparément (TURESSON, 1936). La variation rencontrée chez *M. annua* L. s'accorde assez bien avec cette théorie, on observe notamment chez l'hexaploïde et l'octoploïde la constitution d'écotypes régionaux.

Enfin, il est à remarquer que certains caractères des polyploïdes (pilosité réduite des feuilles et des carpelles, port nain, conditions édaphiques du biotope) rappellent ceux de l'espèce diploïde *M. Huetii*.

CHAPITRE V

ORIGINE DES POLYPLOÏDES

RAPPORTS PHYLÉTIQUES ENTRE LES CYTOTYPES

Nous avons distingué dans l'espèce linnéenne *Mercurialis annua*, sept unités systématiques correspondant aux sept nombres chromosomiques. L'étude de leurs caractères morphologiques et sexuels, ainsi que leur localisation géographique montrent bien que nous pourrions mettre en évidence plusieurs espèces différentes dans ce groupe.

Quelles sont ces espèces; par quels mécanismes ont-elles pris naissance ? Quels sont les rapports phylétiques entre ces divers cytotypes ? Afin de déterminer l'articulation phylétique du groupe, nous avons procédé à la réalisation de croisements entre les différents cytotypes.

TABLEAU DES CROISEMENTS RÉALISÉS

Monoïques $\times$ dioïques.

♀ $2x \times 4x$ H
H $4x \times 2x$ ♂ (<i>Tunisie</i>)
H $4x \times 2x$ ♂ (<i>Alsace</i>)
H $6x \times 2x$ ♂
♀ $2x \times 6x$ H
$8x \times 2x$
$10x \times 2x$
$12x \times 2x$

Monoïques $\times$ Monoïques.

$6x \times 4x$
$8x \times 4x$
$8x \times 6x$
$10x \times 8x$
$12x \times 10x$
$10x \times 6x$
$12x \times 6x$
$12x \times 8x$

Parmi ces croisements, une majorité s'effectue avec succès; des graines se forment après pollinisation, et une F_1 peut être obtenue : ce sont les croisements suivants: $2x \times 4x$; $6x \times 2x$; $6x \times 4x$; $4x \times 2x$; $2x \times 6x$; $8x \times 2x$; $12x \times 10x$; $10x \times 8x$; $8x \times 6x$.

Pour d'autres croisements, les barrières d'isolement sont telles, qu'aucune fécondation ne s'effectue régulièrement, la formation des graines est aléatoire, une F_1 n'a pu être obtenue. Ce sont les croisements suivants : $8x \times 4x$; $10x \times 6x$; $12x \times 8x$; $12x \times 6x$. Tous les croisements tentés avec $14x$ comme mâle ou femelle ont échoué.

Comme on le voit, les barrières d'isolement ont joué davantage, lorsque les nombres chromosomiques sont élevés : en effet, les croisements $8x \times 2x$, $6x \times 2x$, entre niveaux très différents, se réalisent à 100 % de fécondations, tandis que dans les croisements $12x \times 8x$

ou $10x \times 6x$, où l'écart entre cytotype est inférieur ou égal au précédent, mais où les nombres chromosomiques sont élevés, les fécondations ne s'effectuent que très difficilement; les quelques graines obtenues sont creuses ou de faible pouvoir germinatif.

I. — CARACTÈRES DES INDIVIDUS F_1

1° Stérilité.

Parmi les hybrides obtenus, les individus issus des croisements $2x \times 4x$, $6x \times 2x$, $4x \times 6x$, $4x \times 2x$, $2x \times 6x$ et $8x \times 2x$ sont tous hautement stériles (presque 100 %). Par contre, chez ceux issus des croisements $8x \times 6x$, $10x \times 8x$, $12x \times 10x$, qui intéressent des nombres chromosomiques élevés et des niveaux de ploïdie voisins, la stérilité n'est pas complète, si bien qu'il est possible d'obtenir quelques graines, sur chaque pied, dans des proportions comprises entre 0 et 15 %; le pourcentage n'atteint 20 % que pour trois pieds hybrides, issus du croisement $10x \times 8x$.

2° Homologie des chromosomes des hybrides F_1 .

Parmi les individus F_1 , nous avons cherché si une relation ne pouvait être établie entre fertilité et régularité de la méiose. De plus, s'il s'agit d'allopolypléïdes, l'étude de la méiose de ces hybrides devrait permettre de décèler les différents génomes entrant dans la composition de chacun d'entre eux.

a) Croisements entre niveaux compris entre $2x$ et $8x$.

CROISEMENTS $4x \times 2x$ (Tunisie) A.

CROISEMENTS $4x \times 2x$ (Alsace) B.

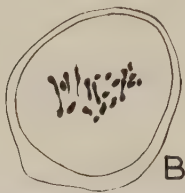
Triploïdes artificiels.

A.			
Nombre de bivalents	2	4	6
Nombre d'univalents	20	16	12
Nombre de cellules	18	23	9
B.			
Nombre de bivalents	2	4	6
Nombre d'univalents	20	16	12
Nombre de cellules	11	26	6

Ces deux croisements ont été aussi réalisés en sens inverse, afin de savoir si les types sexuels utilisés comme mâles dans le premier, et comme femelles dans le second, ont une influence sur le compor-



A



B

FIG. 81.



FIG. 82.

FIG. 81. — Métaphase I chez deux hybrides ♀ $2x \times H\ 4x$. A, sippes « Alsace » utilisées comme femelles; B, sippes « Tunisie » utilisées comme femelles; 5 bivalents et 14 univalents sont visibles.

FIG. 82. — Métaphase I chez un hybride $8x \times 2x$; 11 bivalents, dont certains à deux chiasmata de terminalisation, sont visibles.

tement méiotique. Comme précédemment, le nombre des bivalents est compris entre 2 et 6, celui des univalents, entre 12 et 20. L'appariement des chromosomes est donc indépendant du sens du croisement (fig. 81).

CROISEMENTS $8x \times 2x$ (fig. 82).

Pentaploïdes artificiels.

Nombre de bivalents.....	10	11	12	13	14
Nombre d'univalents	20	18	16	14	12
Nombre de cellules	6	11	13	9	10

CROISEMENTS $6x \times 2x$ (Alsace).

CROISEMENTS $6x \times 2x$ (Tunisie).

Tétraploïdes artificiels.

Nombre de bivalents	0	1	2	3
Nombre d'univalents	32	30	28	26
Nombre de cellules	13	15	19	44

CROISEMENTS $6x \times 4x$.*Parents monoïques.**Pentaploïdes artificiels.*

Nombre de bivalents	3	4	5	6
Nombre d'univalents	34	32	30	28
Nombre de cellules	3	14	13	5

CONCLUSIONS. — L'étude de la fertilité des hybrides et celle de l'appariement des chromosomes chez les triploïdes, tétraploïdes, pentaploïdes ou hexaploïdes artificiels, montrent que les relations phylétiques entre les divers polyploïdes parentaux n'apparaissent pas clairement.

Dans aucun de ces hybrides, quel que soit l'écart entre les niveaux de ploïdie des parents, leur type sexué, leur provenance géographique, le sens dans lequel ils ont été utilisés dans les croisements, le comportement cytogénétique ne paraît pas influencé, et l'existence d'un lot de chromosomes monoploïde s'appariant régulièrement n'apparaît pas.

Ainsi, dans le triploïde, 8 paires et 8 univalents n'apparaissent jamais, même au maximum de conjugaison; dans le tétraploïde, 8 paires et 16 univalents ne se manifestent pas non plus; pas davantage chez le pentaploïde ($6x \times 4x$), où il devrait y avoir 16 paires et 8 univalents.

Le nombre de bivalents est toujours nettement inférieur à celui que donnerait un lot monoploïde commun aux différents polyploïdes; de plus, ce nombre est variable et oscille généralement autour d'une valeur faible.

Dans l'hybride pentaploïde $8x \times 2x$, le nombre des bivalents est nettement plus élevé que dans les précédents croisements, ce qui paraît paradoxal. Nous pensons que dans ce cas, l'appariement s'effectue entre chromosomes d'un seul et même génome, celui de l'octoploïde. Chez ce dernier, le lot haploïde contiendrait des chromosomes suffisamment semblables pour pouvoir s'apparier dans certaines conditions. Les 32 chromosomes ne seraient séparés que par de faibles différences de structure; il s'agirait donc d'un octoploïde segmentaire (STEBBINS, 1951). Nous rappellerons que les octoploïdes naturels, d'une manière générale, ne forment jamais de multivalents.

En résumé, les rapports phylétiques entre les polyploïdes des niveaux inférieurs de ploïdie restent problématiques et sont vraisemblablement complexes.

Étudions maintenant les croisements réalisés à partir d'individus polyploïdes d'ordre très élevé.

b) Croisements réalisés entre niveaux de ploïdie compris entre 6x et 12x. — Comme nous l'avons vu dans le chapitre réservé à la répartition géographique des différents cytotypes, les polyploïdes d'ordre élevé sont tous localisés en Corse et en Sardaigne. C'est de ces territoires que proviennent les individus utilisés dans les croisements qui vont nous occuper maintenant.

CROISEMENT 8x × 6x.

Heptaploïdes.

Nombre d'univalents	8	9	10	11	13	15
Nombre de cellules	13	11	12	6	4	4
Anaphase régulière à 28 chromosomes; présence de tri- et tétravalents.						

CROISEMENTS 10x × 8x (fig. 83).

Nombre d'univalents	8	9	10	11	12	13	14	15	18	21
Nombre de cellules	2	4	3	4	7	10	12	5	2	1
Anaphases à 2 lots de 36 chromosomes fréquents, tri- et tétravalents.										

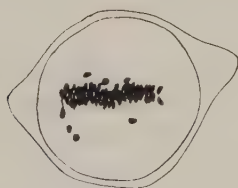


FIG. 83.

Métaphase I chez un hybride 10x × 8x; 8 univalents sont visibles au maximum de conjugaison; tous les autres chromosomes sont appariés. La miéose est assez régulière.

CROISEMENTS 12x × 10x

Nombre d'univalents	8	9	10	11	13
Nombre de cellules	15	17	9	3	6
Anaphases à 2 lots de 44 chromosomes fréquents, tri- et tétravalents.					

CONCLUSIONS. — Les relations entre les cytotypes d'ordre élevé sont plus nettes : le nombre des univalents chez leurs hybrides F_1 est, dans tous les cas envisagés, très inférieur au nombre haploïde des parents; de plus, au maximum de conjugaison, il n'y a que 8 univalents. Tous

les polyploïdes d'ordre élevé présentent donc des chromosomes homologues. Chez ces individus, il existe donc une relation entre la fertilité des hybrides (voir p. 707) et la régularité de la méiose. Un lot monoploïde de 8 chromosomes non appariés se manifeste chez tous leurs hybrides, au maximum de conjugaison.

3° *Caractères sexuels des hybrides.*

Lorsque les croisements sont réalisés entre polyploïdes, donc entre monoïques, les hybrides sont généralement monoïques, quels que soient les niveaux de ploïdie.

Par contre, dans tous les croisements réalisés avec des pieds diploïdes, donc dioïques, le sexe de la descendance est variable. Il peut y avoir des mâles, des femelles ou des intersexués. Lorsque les hybrides portent des fleurs des deux sexes, leur répartition est anarchique, et l'inflorescence est loin de pouvoir être rattachée au cyathium des Euphorbes.

Or, nous avons précédemment montré que le caractère principal des polyploïdes est justement une base commune de leur inflorescence monoïque apparentée au cyathium. Comme chez les triploïdes et les tétraploïdes que nous avons obtenus, il n'y a jamais d'individus ressemblant aux types naturels, il s'ensuit que la polyploïdie n'a pu prendre naissance par cette voie.

CONCLUSIONS. — De l'ensemble des observations faites chez les hybrides expérimentaux, il ressort que les polyploïdes qui leur ont donné naissance doivent être séparés en deux groupes :

Le premier, de $6x$ à $12x$, d'ordre élevé, a des relations de parenté étroites; ces polyploïdes présentent des chromosomes communs; on peut en conclure qu'ils sont de formation plus récente que les seconds.

Dans le deuxième groupe, de $6x$ à $2x$, les relations phylétiques sont plus complexes; chez ceux-ci, l'évolution divergente (cf. pp. 689 à 693) a altéré les génomes primitifs, qui ne sont plus décelables; l'inflorescence monoïque typique n'est jamais reproduite chez leurs hybrides dont la stérilité est complète.

II. — INDUCTION EXPÉRIMENTALE DE LA MONŒCIE

Rechercher l'origine des polyploïdes revient donc, en somme, à déceler les mécanismes par lesquels la polyploïdie a induit la monœcie à partir des parents diploïdes.

Dans ce but, nous avons doublé le nombre des chromosomes par action de la colchicine sur trois types d'individus :

1° Des triploïdes, obtenus à partir des croisements entre niveaux $4x$ et $2x$, afin d'essayer de réaliser la synthèse de l'hexaploïde.

2° Des hybrides interspécifiques *M. annua* $\times$ *M. Huetii* ($2n = 16$) pour aboutir à des allotétraploïdes.

3° Des diploïdes *M. annua* pour obtenir des autotétraploïdes.

1° Synthèse de l'hexaploïde.

Cent hybrides triploïdes, issus du croisement $4x \times 2x$, ont été traités par la colchicine. La fertilité de ces triploïdes reste basse. Néanmoins, quelques graines peuvent être récoltées.

Leur germination donne naissance à des hexaploïdes, stériles à 100 %, soit mâles, soit femelles, soit en grande majorité intersexués de type femelle (cf. fig. 48). L'allopolyploïde hexaploïde expérimental ne diffère pas des triploïdes interspécifiques; il ne reproduit pas l'inflorescence caractéristique de l'hexaploïde monoïque naturel.

2° Synthèse d'allotétraploïdes à partir de *M. annua* $\times$ *M. Huetii*.

Malgré la faible fertilité des allotétraploïdes obtenus, il nous a été possible d'en observer trois générations successives.

RÉPARTITION DES SEXES CHEZ CES HYBRIDES

	Nombre de ♀	Nombre de ♂
F ₁	110	67
F ₂	26	51
F ₃	3	3

Parmi les femelles de la F₂ allotétraploïde, certaines, en vieillissant, ont fini par porter, au bout de plusieurs mois de culture, un petit nombre de fleurs mâles, mais aucun de ces individus n'a franchement reproduit l'inflorescence monoïque; tout au plus, ces femelles sont-elles devenues intersexuées.

Chez les allotétraploïdes, la ségrégation des sexes persiste, mais elle est irrégulière : à la F₁, le nombre des mâles est supérieur à celui des femelles; à la F₂, la situation est inversée. D'une génération à l'autre, il y a nettement alternance de l'importance numérique de chaque sexe.

La méiose de ces hybrides est beaucoup plus régulière que celle des diploïdes correspondants, les univalents (2 à 4) et les ponts anaphasiques sont plus rares; de plus, il ne se forme jamais de multivalents (cf. p. 665, fig. 56).

3° Formation d'autotétraploïdes.

a) *Etude de la F₁*. — Nous avons employé, pour ces expériences, les sippes « Alsace », en raison de leur pouvoir germinatif élevé. Après traitement des plantules à la colchicine, les inflorescences mâles $n = 16$ sont sélectionnées et conservées; les autres, à $n = 8$ ou à $n > 16$, sont éliminées. Toutes les femelles sont conservées et fécondées. Les graines sont rapidement formées et donnent une F₁ autotétraploïde. Sa morphologie ne diffère de celle des diploïdes que par les dents foliaires aiguës et profondes qui caractérisent habituellement les polyplœïdes naturels. Dans cette F₁, la proportion des sexes est la suivante :

RÉPARTITION DES SEXES A LA F ₁	
Nombre de ♂ 137	Nombre de ♀ 81

A la première génération, il y a une augmentation significative du nombre des mâles. Pendant toute la durée de leur cycle, ces individus F₁ sont restés chacun strictement mâle ou strictement femelle; la ségrégation des sexes est maintenue et leur fertilité est restée de 100 %.

Nous avons étudié la méiose chez les mâles. Le trait le plus caractéristique est la formation de multivalents, accompagnés de quelques

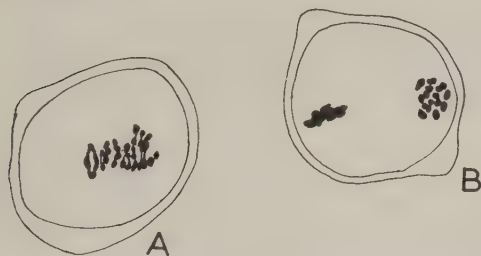


FIG. 84.

Méiose chez les mâles F₁ autotétraploïdes. A, métaphase I montrant 2 tétravalents, 2 trivalents, 2 univalents et 8 bivalents; B, métaphase II à 16 chromosomes.

bivalents et univalents (fig. 84). La grande majorité des mâles sont des euploïdes à $2n = 32$. A la métaphase II, dans le cas le plus fréquent, il y a formation de 2 tétravalents, 2 ou 3 trivalents, 7 ou 8 bivalents et 1 à 2 univalents.

b) *Etude de la F₂*. — La F₂ autotétraploïde se caractérise par une augmentation du nombre des femelles.

RÉPARTITION DES SEXES A LA F ₂	
Nombre de ♂ 14	Nombre de ♀ 121

Ces femelles ne restent à l'état femelle qu'environ deux mois; après cette période, des fleurs mâles, en nombre variable, apparaissent. Ces femelles évoluent progressivement en intersexués ou en monoïques; quant aux mâles, ils ne subissent aucune modification sexuelle au cours de leur développement. Parmi les individus femelles, il y a quatre types d'inflorescence :

a) INFLORESCENCE FEMELLE. — Chez les individus F_2 strictement femelles, l'inflorescence est une cyme bipare multiflore, contrairement à celle des diploïdes femelles, qui était unipare et pauciflore. Ce sont des superfemelles.

b) INFLORESCENCE INTERSEXUÉE. — L'inflorescence ne présente pas l'organisation régulière de l'inflorescence monoïque : les fleurs des deux sexes sont en nombre variable; peu ou assez nombreuses et disposées plus ou moins anarchiquement.

c) INFLORESCENCES MONOÏQUES. — Elles sont construites sur le même type que les inflorescences monoïques naturelles et rappellent le cyathium. Elles comprennent une fleur femelle centrale entourée, soit par plusieurs cymes bipares de fleurs mâles (paracyathium), soit de deux cymes bipares seulement, soit enfin d'une seule cyme unipare mâle. Ces trois types peuvent se rencontrer sur un même pied. Enfin, il existe aussi des monoïques à fleurs mâles stériles.

PROPORTION DES TYPES SEXUÉS

	♂	♀	INTER- SEXUÉS PRESQUE ♀	INTER- SEXUÉS	PARA- CYATHIUM	MONOÏQUES	MONOÏQUES A FLEURS STÉRILES ♂
Nombre d'individus	14	31	51	26	2	10	1
Proportion	10 %	23 %	38 %	19 %	10 %		

Alors que la F_1 était fertile à 100 %, la F_2 est au contraire presque complètement stérile, quel que soit le sexe des individus. Dans la majorité des cas, la fertilité n'excède pas 5 %; elle est nulle chez les superfemelles. Cette chute brutale de la fertilité témoigne d'une transformation génétique profonde.

A la F_2 , la majorité des individus sont des euploïdes à $2n = 32$, notamment tous les mâles. Parmi les intersexués et les monoïques, nous avons rencontré trois aneuploïdes à $4x + 2$ et $4x + 4$, décelables à leur monœcie précoce; ils n'ont pas été dénombrés pour l'établissement du tableau ci-dessus.

Cytogénétique des mâles F_2 . — Chez les mâles, la microsporogénèse se déroule normalement, jusqu'à la formation d'un pollen régulier.

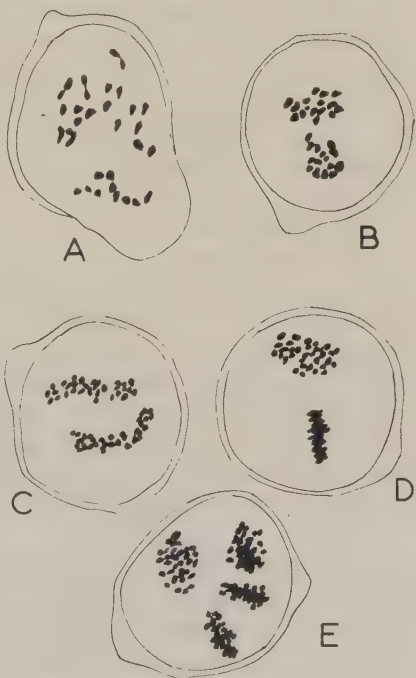
On peut observer à la métaphase I la formation de multivalents et d'univalents (1 à 2 tétravalents, 2 à 4 trivalents, 11 à 14 bivalents et 1 à 4 univalents au maximum). Quant à l'anaphase, elle est le plus souvent régulière avec séparation en 2 lots de 16 chromosomes. Le comportement cytogénétique des mâles F_2 est semblable à celui des mâles F_1 : la majorité des gamètes est à $n = 16$.

Cytogénétique des monoïques F_2 . — Les monoïques présentent un comportement cytogénétique particulier, pouvant conditionner l'élévation des niveaux de ploïdie. Nous avons constaté dans leur microsporangénèse deux anomalies.

FIG. 85.

Méiose des monoïques F_2 autotétraploïdes.

A, diacinèse; la majorité des chromosomes sont séparés en univalents (26); seuls 6 d'entre eux sont encore appariés en trois bivalents; B, anaphase I : en début d'anaphase, 2 lots de 16 chromosomes font mouvement vers les pôles; C, anaphase I : au cours de leur ascension polaire, les 16 chromosomes primitifs subissent un clivage supplémentaire, si bien que deux lots de 32 chromosomes se dirigent vers les pôles du fuseau; D, métaphase II : chaque plaque équatoriale contient 32 chromosomes; E, anaphase II : les 32 chromosomes des plaques équatoriales MII se sont clivés; Les gamètes mâles recevront chacun 32 chromosomes (octoploïdes).



Alors que chez les mâles, les multivalents et les bivalents sont majoritaires, le nombre des univalents ne dépassant pas quatre chez les monoïques, il ne se forme jamais de tétravalents, tout au plus, et occasionnellement, un trivalent et quelques bivalents. Il y a une majorité d'univalents, comprise entre 20 au maximum de conjugaison et 32 au minimum (fig. 85, A). Les différents chromosomes se placent régulièrement en plaques métaphasiques et vont se séparer en deux lots de 16 (fig. 85, B). Toutefois, les répartitions inégales sont fréquentes.

Chez certains monoïques, une deuxième anomalie de la méiose conduit au doublement du nombre des chromosomes. Ceux-ci vont subir pendant leur ascension polaire, une division prématurée, si bien qu'à la fin de l'anaphase I, 32 chromosomes vont se retrouver groupés à chaque pôle du fuseau (fig. 85, C). Alors que normalement, chez les

Mercuriales, il n'y a pas de télophase à la suite de l'anaphase I, ici, les chromosomes s'estompent, et les deux noyaux-fils forment une interphase. Ensuite, les deux plaques de la métaphase II apparaissent orientées perpendiculairement l'une à l'autre (fig. 85, D); elles contiennent chacune 32 chromosomes. Ceux-ci vont subir une deuxième division et, à l'anaphase II (fig. 85, E), quatre lots de 32 chromosomes vont se grouper aux pôles.

Ainsi, les monoïques forment-ils des gamètes dont le nombre chromosomique est encore doublé, c'est-à-dire *octoploïdes*.

Aux combinaisons génétiques déterminant le caractère mâle, correspond, à la méiose, une répartition des chromosomes en multivalents et en bivalents, puis une anaphase régulière à $n = 16$; aux combinaisons génétiques déterminant le caractère monoïque, correspond une répartition en univalents, puis un dédoublement supplémentaire au cours de l'anaphase I. Il est clair que la méiose de chacun des types sexués est génétiquement contrôlée : chez les monoïques, deux facteurs agissent, l'un s'opposant à l'appariement, l'autre provoquant une division supplémentaire.

Mais l'anaphase de la méiose montre que, quel que soit leur sexe, les différents types sexués sont des euploïdes à $2n = 32$, ce qui prouve, par ailleurs, que la majorité des femelles F_1 étaient aussi des euploïdes à $2n = 32$. Intersexualité et monœcie ne résultent donc pas de la présence de chromosomes sexuels surnuméraires.

Enfin, étant donné que la ségrégation des chromosomes est relativement régulière, la stérilité résulte vraisemblablement de combinaisons génétiques disharmonieuses, intéressant tous les gènes et pas seulement les facteurs sexuels, ce qui est le cas, d'ailleurs, chez de nombreux autotétraploïdes.

c) *Etude de la F_3* . — Malgré la faible fertilité des individus F_2 , les graines formées conservent un pouvoir germinatif élevé et permettent la réalisation d'une F_3 . Dans cette F_3 , les fécondations ont eu lieu au hasard, sur l'ensemble des individus F_2 . Sur les 55 pieds obtenus, la répartition des sexes est la suivante :

RÉPARTITION DES SEXES A LA F_3

	♂	♀	INTERSEXUÉS	PARACYATHIUM	MONOÏQUES
Nombre d'individus	19	29	4	1	2
Proportion	34 %	53 %	7 %	6 %	

Comme on le voit, il y a deux fois plus de femelles que de mâles. Elles évoluent, par la suite, en intersexués ou en monoïques. Par rapport à la F_2 , la fréquence des mâles est nettement augmentée, celle des

monoïques varie peu; quant à celle des femelles et intersexués, elle diminue.

Tous les types sexués se sont reproduits identiques à eux-mêmes. La fertilité de la F_3 n'est pas augmentée par rapport à celle de la F_2 , elle est de 5 % environ.

Les individus dénombrés sont tous des euploïdes à $2n = 32$. Quelques aneuploïdes se sont cependant formés à $4x + 2$, $+ 3$ et $+ 4$, tous monoïques ou intersexués; ils présentent les mêmes caractères que ceux de la population F_2 .

Chez les autotétraploïdes, à partir de la génération F_2 , et dans les générations suivantes, apparaissent des monoïques euploïdes, construits sur le même type que les tétraploïdes naturels. C'est là une première information sur l'induction de la monœcie par la polyploïdie, et partant, sur l'origine des tétraploïdes.

Toutes les tentatives pour réaliser la synthèse de l'hexaploïde par allopolyploïdie ayant échoué, nous avons effectué deux croisements en retour entre diploïdes et tétraploïdes de la F_1 , afin d'obtenir des autotriploïdes constituant une base possible de l'hexaploïde.

4° Origine de l'hexaploïde.

Les croisements effectués sont les suivants :

- ♀ $2x$ (Alsace) $\times$ ♂ $4x$ F_1 (1);
- ♀ $4x$ F_1 $\times$ ♂ $2x$ (Alsace) (2).

Croisement en retour 1 :

	♂	♀
Nombre et proportion	48 60 %	31 40 %

Au cours de leur cycle, les mâles n'ont pas présenté de modifications de leur sexualité; par contre, certaines femelles ont évolué de telle sorte qu'au bout de deux mois de culture, différents types d'intersexués ou de monoïques ont pu être observés dans des proportions variables.

Dans les croisements en retour 1, les types sexués obtenus rappellent les tétraploïdes F_2 , il y a de véritables monoïques :

	♀	INTERSEXUÉS	PARACYATHIUM	MONOÏQUES	♂
Nombre d'individus	26	12	0	10	31

Par contre, dans le croisement en retour 2, nous observons les types suivants :

	♂	♀	INTERSEXUÉS PRESQUE ♀
Nombre d'individus	12	6	9
Proportion	50 %	50 %	

L'intersexualité des femelles, dans ce cas, est moins accentuée que précédemment; tous les intersexués sont très proches du type femelle.

Dans les deux croisements en retour, les triploïdes obtenus ne sont pas complètement stériles; leur fertilité n'est pas plus basse que celle des autotétraploïdes F_2 .

Les dénombrements sont réalisables sur les mâles, les intersexués et les monoïques. La majorité des individus sont euploïdes à $2n = 24$.

Un parallèle peut être établi entre la cytogénétique des individus F_2 et celle des triploïdes résultant de croisement en retour.

MÂLES $2x \times 4x$. — Dans la majorité des cas, il se forme un tétravalent (fig. 86); les 20 chromosomes restant forment 1 à 3 trivalents, 3 à 5 bivalents et 3 à 6 univalents. Le nombre des univalents n'atteint que rarement une valeur plus élevée.

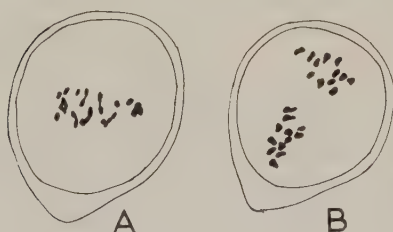


FIG. 86.

Méiose des mâles autotriploïdes F_1 , $2x \text{ ♀} \times 4x \text{ ♂}$; A, métaphase I : 1 tétravalent, 2 trivalents, 4 bivalents, 6 univalents; B, anaphase I à 2 lots de 12 chromosomes.

MÂLES $4x \times 2x$. — Chez ceux-ci, la combinaison 16 bivalents, 8 univalents a été rencontrée; le nombre des polyvalents est moins élevé; celui des univalents est compris entre 6 et 11; il oscille autour de 8 et excède nettement celui des précédents (fig. 87).

MONOÏQUES. — Chez ces derniers, le déroulement de la méiose peut être apparenté à celui des monoïques F_2 autotétraploïdes. A la diacinèse et à la métaphase, il se forme une majorité d'univalents; le nombre des trivalents n'est jamais supérieur à 1; celui des bivalents n'excède pas 5. Le chiffre de 24 univalents a été rencontré plusieurs fois (fig. 88, A).

Chez certains de ces monoïques, le doublement du nombre des chro-

mosomes s'effectue suivant un processus comparable à celui des tétraploïdes, si bien qu'à la fin de l'anaphase II, 24 chromosomes peuvent être dénombrés à chacun des 4 pôles (fig. 88, B).

Comme précédemment pour les tétraploïdes, nous venons de voir qu'à chaque type sexué triploïde correspond une répartition différente des chromosomes à la méiose; le comportement des chromosomes est génétiquement contrôlé.

Il est généralement admis que la formation de plurivalents est inhibée, lorsque les chromosomes sont de petite taille et forment peu de chiasmata. Cette situation n'est pas vérifiée chez *M. annua* L. où,

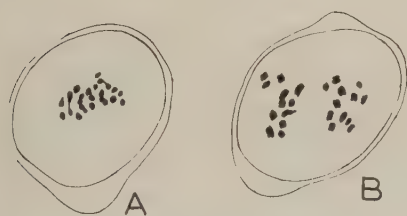


FIG. 87.



FIG. 88.

FIG. 87. — Méiose des mâles autotriploïdes F_1 , $4x \text{ ♀} \times 2x \text{ ♂}$; A, métaphase I : 11 univalents, 3 bivalents, 1 tétravalent, 1 trivalent; B, anaphase I à deux lots de 12 chromosomes.

FIG. 88. — Méiose des monoïques autotriploïdes F_1 $2x \text{ ♀} \times 4x \text{ ♂}$; A, métaphase I à 24 univalents; B, anaphase I : les chromosomes se sont clivés à nouveau au cours de l'ascension polaire, deux lots de 24 chromosomes font mouvement vers les pôles.

malgré la faible taille des chromosomes et le faible nombre de chiasmata, il y a formation de plurivalents. Les facteurs génétiques contrôlant l'appariement des chromosomes ont plus d'importance pour la formation de polyvalents que le nombre des chiasmata.

5° Conclusions : remarques sur le déterminisme du sexe.

Origine des polyplœïdes.

a) **Déterminisme du sexe.** — L'obtention de monoïques polyplœïdes ayant été réalisée, il convient de préciser le mécanisme de leur formation, c'est-à-dire d'étudier le déterminisme du sexe.

La présence de tétravalents formés par l'appariement de plus de trois chromosomes, chez certains triploïdes, nous a incité à rechercher des hétéro-chromosomes. Ceux-ci se trouvent dans le sexe hétérogamétique; il convient d'abord de rechercher celui-ci.

Pour GABE (1939), le mâle serait l'hétérozygote. Mais dans ses expériences, l'auteur n'avait pu tenir compte de la polyplœïdie et, par là, de la monœcie et de l'intersexualité. Nous pensons même, d'après certains

caractères des individus utilisés ou obtenus dans les croisements, qu'il s'agissait, non de dioïques, mais d'intersexués, c'est-à-dire de polyploïdes. Nous avons donc pensé qu'il serait utile de vérifier nous-même l'hétérozygotie du mâle au moyen des triploïdes.

Sachant que l'autofécondation ou le croisement entre monoïques ne donne que des monoïques, il nous suffira de croiser ces derniers avec des mâles et des femelles diploïdes, pour savoir lequel des deux sexes est hétérogamétique.

Lorsqu'on effectue les croisements $2x \text{ ♀} \times 4x \text{ H}$, on obtient des individus tous semblables et intersexués; par contre, dans le croise-



FIG. 89.

FIG. 89. — Caryogramme mâle diploïde; cellules méristématiques d'apex radiculaire; 8 paires identiques sont observées, des hétérochromosomes éventuels ne sont pas identifiables par leur morphologie.

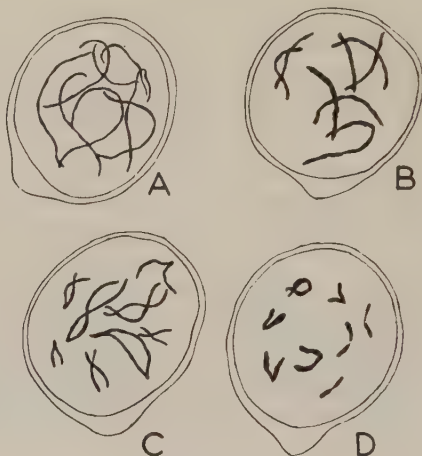


FIG. 90.

FIG. 90. — Méiose chez les mâles diploïdes; A, début du stade pachytène : les 16 chromosomes sont appariés sur toute leur longueur en 8 filaments identifiables; B, fin du stade pachytène : les 16 chromosomes sont entièrement appariés en 8 filaments épaissis; C, diplotène : tous les chromosomes forment des chiasmata; les chromosomes 1, 2 et 3, les plus longs, en forment le plus souvent deux, rarement trois; les chromosomes 4 et 5 le plus souvent un seul, rarement deux; les chromosomes 6, 7, 8, un seul; D, bivalents à la diacinèse.

ment inverse, $4x \text{ H} \times 2x \text{ ♂}$, on obtient une ségrégation des sexes régulière, mâles d'un côté, femelles plus ou moins intersexuées de l'autre. Il ressort donc de ces expériences que le mâle est bien hétérogamétique.

A la suite de cette vérification, il est logique de rechercher s'il n'existe pas d'hétérochromosomes.

Des caryogrammes absolument identiques peuvent être dressés pour les mâles et les femelles diploïdes (fig. 89). Il n'y a donc pas d'hétérochromosomes identifiables par leur morphologie. Une précision supplémentaire nous est donnée par l'analyse de la méiose des mâles diploïdes. Au stade pachytène, les 16 chromosomes sont appariés, sur toute la longueur, en 8 filaments identifiables; au stade diplotène, tous les chromosomes forment des chiasmata, 2 à 3 pour les plus longs, 1

ou 2 pour les plus courts (fig. 90); ces deux caractères, appariement et crossingover, montrent qu'il n'y a pas d'hétéro-chromosomes chez *M. annua*. Il ne semble donc pas que le mécanisme de la détermination du sexe soit chromosomique.

La formule sexuelle des différents types sexués obtenus chez les autotétraploïdes ne peut être connue par l'observation des chromosomes, les chromosomes porteurs des facteurs sexuels n'étant pas identifiables. Comment expliquer alors la variabilité obtenue ?

Dans la F_2 autotétraploïde, il existe au fond tous les intermédiaires entre le mâle et la femelle, et ces intermédiaires n'apparaissent pas par individus isolés, mais en groupes différents : il s'agit d'une ségrégation.

Cette variabilité n'est pas explicable par une non-disjonction des chromosomes porteurs des gènes responsables de sexe, puisque la majorité des individus F_2 et F_3 sont des euploïdes à $2n = 32$.

Cette variation s'explique mieux par une ségrégation tétrasomique des facteurs sexuels. En effet, l'analyse de la méiose des allo- et des autotétraploïdes montre que le polymorphisme sexuel n'apparaît que dans la descendance des mâles formant des polyvalents; la F_2 et la F_3 allotétraploïdes, où les mâles ne forment pas de polyvalents, ne présentent pas de polymorphisme, mais une ségrégation nette des sexes. Chez les autotétraploïdes, où les polyvalents sont la règle, la F_2 et la F_3 forment des variants sexuels apparaissant en ségrégation. Il en est de même lorsque les mâles autotétraploïdes sont utilisés dans les croisements en retour; il y a polymorphisme sexuel, alors que dans le croisement inverse, $4x \text{♀} \times 2x \text{♂}$, il n'en est rien.

Appariement, chiasmata constants, relations entre polymorphisme sexuel et multivalents chez le mâle, tous ces facteurs expliquent l'obtention de variants sexuels par ségrégation tétrasomique, le mâle autotétraploïde émettant au moins trois sortes de gamètes (1 AA, 4 Aa, 1 aa) si le type de déterminisme du sexe est bâti sur le *test-cross*.

Les ségrégations tétrasomiques sont, en général, difficiles à analyser; il est aussi très difficile de réaliser l'analyse des différents types sexués obtenus, étant donné leur faible fertilité.

b) Origine des polyploïdes. — Deux faits importants peuvent être retenus de l'ensemble de nos expériences :

1° La F_2 autotétraploïde et le croisement en retour $2x \text{♀} \times \text{♂} 4x F_1$ reproduisent fidèlement la plupart des types sexués rencontrés chez les polyploïdes et dont la fréquence varie dans les différentes populations naturelles. En somme, ces deux croisements reproduisent fidèlement, l'un, une population tétraploïde, l'autre une population hexaploïde, avec leurs différents variants sexuels. Une seule différence sépare les populations naturelles et artificielles : c'est la fréquence des monoïques qui est faible (10 %) dans les populations artificielles, alors qu'elle est le plus souvent élevée (100 %) dans les populations naturelles.

Dans les populations naturelles hexaploïdes, il existe une variation

de la fréquence des monoïques depuis 10 à 25 % (p. 688), jusqu'à 100 % : la courbe de répartition de ces fréquences dans les populations naturelles traduit une expansion de la monœcie; nous avons conclu au développement secondaire de la monœcie par action de facteurs sélectifs.

L'allure générale des populations artificielles confirme cette manière de voir. La monœcie apparue d'abord en faible proportion ne s'est développée chez les tétraploïdes et les hexaploïdes que sous l'action de facteurs sélectifs, l'adaptation immédiate, donc l'autofécondation, ayant une valeur sélective plus grande, lorsque la période de végétation est courte (climat semi-aride). Les ségrégants monoïques ne se sont répandus que parce que l'autofécondation possible, désormais, a sauvé les combinaisons génétiques immédiatement adaptées.

C'est de l'ensemble des observations et des recherches expérimentales que peut ainsi s'expliquer l'origine des tétra- et des hexaploïdes en majorité monoïques.

2° Un deuxième élément d'ordre cytologique peut expliquer l'élévation des niveaux de ploïdie jusqu'à 14x. En effet, une partie des monoïques tétra- ou triploïdes présente, en même temps que l'asynapsis des chromosomes, une division supplémentaire aboutissant à la formation de gamètes octoploïdes chez les uns, hexaploïdes chez les autres.

En admettant qu'il en soit de même pour la macrosporogénèse, l'autofécondation de tels individus conduit à la formation d'octoploïdes. Le même mécanisme est valable pour les triploïdes et conduit à la formation d'hexaploïdes.

Il est logique de penser qu'une fois l'état monoïque réalisé, ce même mécanisme a joué aux différents niveaux, et ainsi peut s'expliquer la longue série de polyploïdes rencontrés chez *M. annua* L., d'autant plus qu'au-delà du niveau hexaploïde, les variants sexuels disparaissent pour faire place à une monœcie plus régulière. Par ailleurs, les populations de polyploïdes d'ordre élevé croissent ensemble, côte à côte, dans un territoire peu étendu, où elles occupent les mêmes biotopes et sont soumises aux mêmes bioclimats; leur constitution génétique étant voisine, elles se sont vraisemblablement différenciées par un mécanisme analogue. L'isolement insulaire peut y avoir contribué en préservant les combinaisons génétiques induisant l'autopolyploïdie par le contrôle de la méiose.

Bien des végétaux présentent des anomalies de la méiose génétiquement contrôlées; notamment l'asynapsis chez le maïs (BEADLE, 1930, 1932; RHOADES, 1947); chez ce dernier, l'asynapsis est observable dès la diacinèse, comme chez les Mercuriales. Ces auteurs ont montré que l'appariement des chromosomes et le crossing-over ont eu lieu dans les phases précédentes, et le taux des crossing-over est très inférieur (BEADLE) ou très supérieur (RHOADES) à la normale, suivant le cas.

Plus récemment, RILEY et CHAPMAN (1960) ont montré que chez le blé

hexaploïde, *Triticum durum*, le chromosome HH porte un gène qui restreint l'appariement entre chromosomes dupliqués et s'oppose à la formation de trivalents; en l'absence du chromosome HH, le blé hexaploïde cesse de se comporter comme un triploïde et forme des trivalents; ici, le contrôle génétique a une incidence évolutive.

La multiplication des chromosomes à la méiose par contrôle génétique est aussi connue chez plusieurs végétaux, notamment chez l'orge où se manifeste une multiplication des bivalents pouvant aller de 14 à 112 paires (SMITH, 1942), et les *Rumex*, où la multiplication est associée à la formation de diades (SWIETLINSKA, 1960); chez le *Rumex*, l'augmentation des chromosomes croît à chaque génération par transmission héréditaire des facteurs responsables des anomalies de la méiose. Chez cette plante, la polyploïdie ne se manifeste que sporadiquement dans les populations naturelles et n'a pas eu de conséquences, ni de signification évolutive, alors que chez *M. annua* L., un mécanisme analogue a conditionné l'évolution de l'espèce, en permettant sa survie, par induction d'un système génétique mieux adapté.

Nous avons montré que la monœcie est conditionnée par la formation de multivalents; l'autopolyploïdie aurait donc joué un très grand rôle dans la formation du complexe *Mercurialis*, ce qui est une situation peu répandue chez les végétaux.

La plupart des polyploïdes naturels sont des allopolyploïdes, mais il est maintenant bien établi (STEBBINS, 1950) qu'il existe tous les intermédiaires entre l'autopolyploïdie, où les génomes sont complètement homologues, et l'allopolyploïdie, où ils sont totalement différents : les intermédiaires, au niveau 4x et 6x, ont reçu le nom d'*allopolyploïdes segmentaires* (STEBBINS, 1950).

Chez *M. annua* L., la spéciation, pauvre au niveau diploïde, ne crée pas une situation favorable à l'allopolyploïdie, mais les diploïdes étant tous à fécondation croisée, on peut penser que les hybrides entre écotypes possèdent un degré d'hétérozygotie suffisant, comparable à celui d'un polyploïde segmentaire.

Il est aussi bien établi que la fertilité d'un allopolyploïde ne peut être prévue d'après la connaissance des génomes parentaux; il est évident que les taxa polyploïdes de *M. annua* L. représentent un minimum de survivants sélectionnés par les bioclimats après une longue suite d'essais.

La signification de la polyploïdie dans l'évolution de *M. annua* L. peut se résumer ainsi : elle a été avant tout un mécanisme génétique d'adaptation à un cycle biologique annuel de très courte durée.

CHAPITRE VI

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous avons étudié le mode d'évolution d'une plante très polymorphe, *Mercurialis annua* L. s. l. Nous avons pu ainsi mettre en évidence un élément, à notre avis fondamental, pouvant expliquer ce polymorphisme, à savoir l'existence d'un vaste complexe polyploïde dont nous avons tenté de découvrir l'origine, la signification biologique et systématique.

Pour résoudre ces problèmes, nous nous sommes adressé à la caryologie, la biogéographie, la morphologie comparée et la cytogénétique. Nous avons pu, grâce à ces disciplines, retracer l'histoire de ces plantes et apporter, par là même, une contribution au problème de la génèse des espèces végétales, notamment en ce qui concerne le rôle de la polyploïdie.

De l'ensemble de nos recherches, peuvent être dégagés les principaux points suivants :

I. — CARYOLOGIE, TYPES BIOLOGIQUES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Nous avons dénombré sept cytotypes chez *M. annua* L. s. l., tous de base 8 et d'ordre pair, 2x, 4x, 6x, 8x, 10x, 12x, 14x, ce qui montre que la polyploïdie peut atteindre un haut degré de développement, aussi bien chez les plantes annuelles que chez les vivaces : les corrélations établies, notamment chez les Graminées, entre types biologiques pérennants et fréquence de la polyploïdie, ne peuvent donc être étendues à tous les groupes sans vérification.

L'étude de la distribution géographique de ces cytotypes, en liaison avec celle des principaux groupements végétaux du bassin occidental de la Méditerranée, nous a permis de mieux connaître les différents agents de l'expansion de ce complexe :

1° Les facteurs paléogéographiques ont certainement contribué au modelé de la répartition actuelle et surtout l'existence des isthmes méditerranéens intermittents pendant toute la durée du Pléistocène.

L'isthme post-Pliocène Toscane-Corse-Sardaigne-Afrique du Nord correspond à la continuité de l'aire des polyploïdes; le pont siculo-tunisien et la péninsule italienne correspondent à la continuité de l'aire des diploïdes.

2° Mais toutes les sippes du complexe diploïde sont liées à l'influence humaine, soit qu'elles ne se rencontrent que dans les cultures, soit qu'elles croissent dans des groupements végétaux caractérisés par leur état de dégradation très accentué (Forêt d'*Argania spinosa* Roem. et Schult., brousse à *Olea-europea* L., *Pistacia Lentiscus* L., *Chamærops humilis* L.). L'action humaine est à la base de l'expansion de tous ces taxa, aussi bien des diploïdes que des polyploïdes.

3° Des corrélations peuvent aussi être établies entre la distribution des cytotypes et celle des principaux bioclimats méditerranéens : les limites des aires de chaque cytotype sont, dans la majorité des cas, superposables à des limites bioclimatiques; donc, en définitive, l'action sélective des bioclimats a joué un rôle déterminant dans l'expansion et la localisation géographique de chaque polyploïde.

A la suite de ces résultats, nous avons pu montrer que la situation rencontrée chez *M. annua* L. ne s'accorde ni avec les théories généralement admises pour expliquer la distribution et le rôle de la polyploïdie chez les Végétaux Supérieurs, ni avec les résultats obtenus par d'autres méthodes que le recensement sur le terrain des sippes naturelles.

En effet, l'analyse de ce complexe montre que la méthode des spectres, qui ne tient pas compte des rapports phylétiques entre les cytotypes, n'est pas très rigoureuse et peut conduire à des contradictions.

Les relations entre polyploïdie et glaciations sont négatives chez *M. annua* L.; les territoires libérés par les glaces pléistocènes ont été colonisés par des diploïdes et non par des polyploïdes, comme on l'admet généralement.

Chez bien des espèces, la plasticité écologique des polyploïdes est supérieure à celle des diploïdes; chez *M. annua* L., les qualités adaptatives sont inversées; ce sont, au contraire, les diploïdes qui sont capables de croître sous une gamme étendue de bioclimats.

Nous venons de voir que la localisation des diploïdes et des polyploïdes de *M. annua* L. résulte de plusieurs facteurs dont le plus important est l'action des bioclimats; ainsi, la signification géographique de la polyploïdie ne saurait être exprimée uniquement d'après la position relative des diploïdes et des polyploïdes, car, dans une telle conjonction de circonstances, la résultante est imprévisible.

Lorsque deux cytotypes sont sympatriques, il semble que, chez les Mercuriales annuelles, la séparation de leurs biotopes soit due surtout à des affinités écologiques différentes, plutôt qu'à une compétition entre biotypes.

II. — POLYMORPHISME DES ESPÈCES OBSERVÉES; SA SIGNIFICATION BIOLOGIQUE ET SYSTÉMATIQUE

Afin de mieux connaître la valeur systématique des différents cytotypes recensés, leurs relations phylétiques et la véritable nature de leurs affinités écologiques, nous avons procédé, pour chacun d'eux, à l'étude de la variation des caractères, notamment morphologiques et sexuels dans les populations naturelles : c'est ensuite, par des recherches expérimentales, que nous avons mis en évidence certains des facteurs génétiques responsables de ce polymorphisme, et que nous avons essayé d'en exprimer l'importance dans l'évolution de chacun des taxa.

Diploïdes : Mercurialis annua L., Mercurialis Huetii Hanry.

1° Par la morphologie comparée, en liaison avec la caryologie, une distinction fondamentale a pu être établie entre les caractères sexuels des diploïdes et des polyploïdes.

Par l'analyse des structures inflorescentielles mâles et femelles, nous avons montré que chez les diploïdes, lorsque les individus portent à la fois des fleurs des deux sexes, la répartition de celles-ci dans l'inflorescence est anarchique; l'on ne rencontre, au niveau 2x, tout au plus que des intersexués; la monœcie exceptionnelle est génétiquement instable : seule la diœcie est stable chez les diploïdes; ceux-ci sont presque toujours dioïques, donc jamais monoïques.

2° L'analyse de la variation des caractères morphologiques, jointe à des études expérimentales, nous a permis de distinguer deux espèces parmi les diploïdes dioïques :

— l'une, *Mercurialis annua* L. s. str., occupe une aire géographique équivalente à celle des polyploïdes; cette espèce très répandue ne croît que dans des biotopes de l'activité humaine (cultures, jachères, décombres); elle est strictement anthropogène;

— l'autre, *Mercurialis Huetii* Hanry, est toujours saxicole souvent dolomitique; son aire est extrêmement réduite : c'est une endémique du Sud-Est de la France.

Ces deux espèces sont séparées par leurs préférences écologiques, par des différences morphologiques nettes, et enfin, par des barrières d'isolement génétiques haplontiques, résultant surtout de combinaisons géniques disharmonieuses.

De l'ensemble de ces données, on peut conclure que *M. Huetii* Hanry est une espèce archaïque, autrefois plus répandue et de nos jours en régression; de cette espèce primitive, s'est détachée par mutations et remaniements chromosomiques *M. annua* L. dont l'expansion considérable est liée à l'activité humaine.

3° *M. annua* L. est très polymorphe, la variation de ses caractères végétatifs est clinale. Il n'existe dans cette espèce aucune barrière d'isolement entre populations même géographiquement éloignées.

Au sein de cette espèce, peuvent être distingués des écotypes : les uns localisés à certains biotopes rocheux, ce sont des écotypes édaphiques locaux; les autres, occupant des aires bioclimatiques assez étendues, représentent des écotypes régionaux ou climatypes; en général, ces écotypes ne sont pas morphologiquement distinguables, ce qui s'explique par une fécondation anémogame et un brassage continu par l'homme.

4° Par des recherches expérimentales, nous avons montré que l'hybridation est principalement à l'origine de ces écotypes.

Etant donné que la fécondation est anémogame et la reproduction biparentale, les possibilités d'obtention de formes hybridogènes sont très grandes; aussi, les recombinaisons qui ont une valeur adaptative élevée ont-elles été sélectionnées par les bioclimats et ont-elles donné naissance aux différents écotypes. La fécondation croisée entraînant un degré d'hétérozygotie élevé, un mécanisme compensateur assurant le maintien des génotypes adaptés se situe dans la réduction du nombre des chiasmata : l'indice de recombinaison ne dépasse pas 1,5.

5° Enfin, un caractère biologique important des diploïdes est leur période de végétation qui est continue sur la majeure partie de l'aire. *M. annua* L. s. str. est une espèce qui, en général, croît et fructifie sans interruption toute l'année, ce mode de végétation est en équilibre avec le système génétique de fécondation croisée.

***Polyploïdes : Mercurialis ambigua* L.;**

***Mercurialis monoïca* nov. sp.**

Par une étude analogue des six taxa polyploïdes, nous avons pu montrer que l'évolution, comparable aux différents niveaux de ploïdie, s'oppose à celle des diploïdes : des différences nettes séparent diploïdes et polyploïdes en ce qui concerne leurs caractères sexuels, morphologiques et biologiques.

1° Grâce aux méthodes de la morphologie comparée, nous avons montré que tous ces polyploïdes présentent une organisation commune de l'inflorescence monoïque, toujours apparentée au cyathium des Euphorbes.

2° Les variations de la sexualité sont beaucoup plus importantes chez les polyploïdes que chez les diploïdes; il existe tous les intermédiaires entre l'état mâle et l'état femelle stricte. Ces variations sont les plus nettes aux niveaux 4x et 6x et disparaissent chez les polyploïdes d'ordre élevé.

3° La variabilité des caractères sexuels présente, chez l'hexaploïde, une distribution géographique permettant de distinguer des races locales sexuées, monoïques, androdioïques, gynodioïques et presque dioïques, séparées entre elles par des fréquences variables d'un ou de plusieurs variants sexuels.

4° De nombreux éléments permettent de penser que ces races sexuelles ont pris naissance principalement sous l'action de la dérive génétique : en effet, les variants sexuels ne sont séparés que par un petit nombre de facteurs génétiques. De plus, les populations qui les contiennent subissent des réductions périodiques de leur effectif numérique; donc, tout se passe comme si le nombre de leurs constituants était toujours extrêmement réduit, ce qui est une condition favorable à la fixation ou l'élimination de l'un ou de l'autre des différents types sexuels.

5° La variation de la fréquence des monoïques, dans un lot de populations échelonnées sur toute l'étendue de l'aire, indique que la monœcie tend à supplanter les autres types sexuels. Ceci s'explique par l'action de facteurs sélectifs en faveur de l'état monoïque; la réduction à quelques mois de la période de végétation dans l'étage semi-aride exige le maintien des combinaisons adaptées, d'où la sélection en faveur de l'autofécondation. La monœcie régulière, qui est le trait d'union de tous les polyploïdes, n'est devenue prédominante que secondairement sous l'effet de la réduction du cycle biologique.

6° Chez les hexaploïdes, des barrières génétiques d'isolement, entraînant la stérilité des hybrides, se sont développées entre sippes même assez voisines. Ces barrières étant inexistantes au niveau diploïde, la situation rencontrée chez *M. annua* L. s'oppose à celle de la majorité des complexes où généralement les barrières d'isolement, développées au niveau diploïde, disparaissent entre sippes d'un même niveau de ploïdie.

7° Une discontinuité dans la variation des caractères morphologiques s'observe chez les polyploïdes; c'est là une conséquence directe de l'autofécondation; les écotypes régionaux ou locaux sont souvent morphologiquement distinguables, notamment les écotypes octoploïdes tunisien et corso-sarde.

8° D'après l'ensemble des résultats obtenus, deux espèces peuvent être distinguées parmi les polyploïdes : l'une, *Mercurialis ambigua* L., groupe les races chromosomiques $4x = 32$ et $6x = 48$, chez lesquelles la monœcie n'est pas absolue et où se rencontrent différents variants sexuels; l'autre, *Mercurialis monoïca* nov. sp., groupe les races chromosomiques $8x = 64$, $10x = 80$, $12x = 96$, $14x = 112$, chez lesquelles la monœcie est régulière, les variants sexuels ayant disparu.

III. — ORIGINE DES POLYPLOÏDES

Afin d'établir les rapports phylétiques entre ces différents taxa, nous avons procédé à divers croisements entre cytotypes d'une part, puis à la réalisation de polyploïdes artificiels par la colchicine de l'autre.

De l'ensemble de nos expériences, nous avons pu dégager les grandes lignes de l'évolution de ces polyploïdes.

1° Le complexe peut être subdivisé en deux groupes de cytotypes : dans le premier, comprenant les niveaux 2x, 4x, 6x, les relations phylétiques sont complexes; il n'apparaît jamais chez leurs hybrides, un lot monoploïde de chromosomes au maximum de conjugaison; la stérilité de la F_1 est totale. Dans le deuxième groupe, formé par les niveaux supérieurs de 8x à 14x, il se forme toujours, au maximum de conjugaison, un lot monoploïde de chromosomes dans les hybrides entre nombres chromosomiques voisins. De plus, la présence de multivalents indique que tous ces cytotypes ont des génomes communs. La fertilité de la F_1 peut atteindre 20 %.

Ces deux groupes sont aussi séparés par leurs caractères sexuels; dans les polyploïdes du premier groupe, la monœcie n'est pas totale; il existe de nombreux variants sexuels. Dans le deuxième, la monœcie est constante.

2° L'origine de la polyploïdie est liée à l'induction de la monœcie; celle-ci peut être obtenue expérimentalement, à partir des dioïques par la colchicine. C'est seulement dans la descendance des autopolyploïdes que l'on retrouve les différents variants sexuels recensés dans les populations naturelles, y compris les monoïques à inflorescence régulière apparentée au cyathium.

Au contraire, chez les allotétraploïdes artificiels, la ségrégation des sexes est nette.

L'autopolyploïdie a donc joué un rôle important dans la formation du complexe *M. annua* L.

3° Une seule différence sépare les populations naturelles des populations expérimentales, c'est la fréquence de la monœcie, élevée dans les premières, faible dans les secondes, ce qui est en accord avec les données de la bioclimatologie et de la biogéographie, selon lesquelles l'expansion de la monœcie s'est réalisée secondairement, sous l'effet de facteurs sélectifs en faveur de l'autofécondation.

4° La méiose des variants sexuels obtenus artificiellement est génétiquement contrôlée; chez les monoïques, notamment, certains facteurs génétiques déterminent un doublement du nombre des chromosomes au cours de l'anaphase I. Les gamètes se sont polyploïdisés. Ce mécanisme cytogénétique explique l'élévation importante des

niveaux de ploïdie, une fois l'état monoïque réalisé; il rend compte, de ce fait, de la régularité de la monœcie, dès que le niveau octoploïde est atteint.

A partir des sippes diploïdes primitives, représentées actuellement par *Mercurialis Huetii* Hanry, deux types de taxa anthropogènes, les uns diploïdes, les autres polyploïdes, se sont différenciés :

Les espèces diploïdes, dont la diœcie est constante, occupent une aire géographique vaste et continue; elles croissent sous les climats humides et subhumides chez lesquels la période de végétation est ininterrompue; leur système génétique à reproduction biparentale est en équilibre avec un cycle biologique de longue durée; l'adaptation aux subdivisions climatiques régionales ou locales s'est effectuée par des écotypes ayant pris naissance par le jeu de l'hybridation et des recombinaisons.

A partir de ces diploïdes, se sont différenciés des autopolyploïdes dont les aires sont réduites et morcelées et qui croissent sous les climats semi-arides où la période de végétation est aléatoire et toujours très courte. Le système génétique à autofécondation prédominante est en équilibre avec la courte durée du cycle biologique : ce sont, en somme, les bioclimats aride et semi-aride qui ont sélectionné ces polyploïdes; la sélection s'est exercée surtout en faveur de l'état monoïque dans une distribution au hasard des différents variants sexuels.

Au fond, la polyploïdie a représenté pour l'espèce un mécanisme d'adaptation à un cycle biologique de courte durée : c'est la polyploïdie qui, en induisant l'autofécondation, a permis à l'espèce de survivre sous les étages bioclimatiques aride et semi-aride.

IV. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les corrélations établies entre systèmes génétiques et climatologie, l'étude de la dynamique des populations, l'analyse de la fertilité hybride, tous ces éléments nous ont aidé à comprendre certains des mécanismes de la genèse des différentes espèces de *Mercuriales* annuelles. L'ensemble des données réunies chez *Mercurialis annua* L. illustrent bien comment les déplacements de l'équilibre entre adaptation immédiate et réserve de variabilité peuvent contribuer à la genèse et à l'expansion d'espèces nouvelles.

Mais nous savons maintenant que, si le mécanisme de la méiose peut rendre compte d'un certain nombre de faits dans l'évolution, un autre problème, non moins important, se pose aux biologistes, il concerne la différenciation et le développement; aussi, au cours de nos recherches, avons-nous observé spécialement le développement des inflorescences.

Après avoir établi les homologies entre les différents types d'inflorescences que nous avons découverts, nous avons pu réunir toute une

série de jalons phylétiques réunissant les types inflorescentiels mâles, femelles et monoïques; nous avons aussi montré qu'il existe tous les intermédiaires entre l'inflorescence monoïque instable dont le nombre des axes varie, chez laquelle la répartition des fleurs des deux sexes est anarchique, et l'inflorescence dont l'organisation rigoureuse préfigure le cyathium des Euphorbes.

Nous avons ensuite étudié la distribution de ces inflorescences dans les populations polyploïdes naturelles et expérimentales et nous avons pu montrer que ces divers types apparaissent principalement sur des individus séparés, c'est-à-dire sur des ségrégants. En conséquence, il nous paraît possible d'orienter expérimentalement le développement des inflorescences chez *M. annua* L., car les génotypes correspondants peuvent être obtenus à volonté, en particulier par polyploïdie expérimentale, à partir d'individus diploïdes dioïques; les modifications morphologiques des inflorescences intéressent la distribution des fleurs de chaque sexe et, surtout, la réduction ou la multiplication du nombre des axes. Ces deux caractères sont chez *M. annua* L. des caractères sexuels secondaires. Les axes sont en effet multiples dans l'inflorescence mâle, réduits dans l'inflorescence femelle. Il semble bien que les états pré- et paracythiaux résultent d'une combinaison harmonieuse entre facteurs masculinisants et féminisants, de telle sorte que dans l'organisation qui en résulte, seul l'axe principal est femelle. Ne serait-il pas, dès lors, d'un grand intérêt d'étudier ces phénomènes sous l'optique de la génétique du développement ?

Il paraît, en effet, possible de connaître certains des facteurs qui affectent le méristème inflorescentiel. L'étude des facteurs conditionnant le développement des différentes inflorescences serait susceptible d'apporter des éclaircissements sur certains des mécanismes phylogénétiques (réductions et contractions) qui ont abouti à l'état préfloral qu'est le cyathium des Euphorbes, car nous savons maintenant que « les Euphorbiacées sont un très bel exemple illustrant la phylogénie de la fleur par contraction d'inflorescence » (EMBERGER, 1960).

Différents états inflorescentiels préfigurant le cyathium et comparables à l'inflorescence de *M. ambigua* L. sont fréquents et se rencontrent chez de nombreuses espèces d'Euphorbiacées (R. NOZERAN, 1955). Leur structure est maintenant bien connue, mais nous n'avons encore aucune information concernant leur distribution sur les individus et dans les populations naturelles : Il est probable que la répartition présumée est, en bien des points, comparable à celle observée chez *M. ambigua* L.

Nous savons aussi que les états monoïques et dioïques sont très répandus dans la famille; l'instabilité des caractères sexuels a été observée chez bien des espèces; de plus une variabilité dans la répartition des fleurs de chaque sexe dans l'inflorescence a été, aussi, souvent observée. En d'autres termes, l'éventail des variations de sexualité observées chez *M. annua* L. et *M. ambigua* L. recouvre bien des taxa chez les Euphorbiacées.

Le déterminisme génétique en est-il le même ? Cela paraît possible, car la polyploïdie semble avoir joué un grand rôle dans l'évolution de cette famille; des complexes polyploïdes comparables, ou même plus étendus, que celui que nous venons de décrire, ont existé, ou existent encore, chez les Euphorbiacées. Ils sont actuellement décelables par la présence de niveaux de ploïdie aussi élevés ou même plus élevés que ceux rencontrés chez *M. annua* L. s. l. (*Acalypha*, $2n = 224$; *Euphorbia ferox*, $2n$ voisin de 200, etc.).

Tous ces indices réunis permettent de penser que les corrélations établies entre sexualité, morphologie et cytogénétique chez *M. annua* L., peuvent être étendues à d'autres groupes, ce qui permettra de préciser l'articulation systématique de cette famille : les Euphorbiacées ont en effet une origine polyphylétique; aussi, EMBERGER écrit-il à propos des Tricoques : « Les Euphorbiacées qui forment le gros de l'ordre sont très hétérogènes et devront sans doute être dissociées en familles distinctes, dont certaines ont peut-être des affinités autres que celles auxquelles nous pensons aujourd'hui, c'est-à-dire qu'elles ne sont peut-être pas des Tricoques. »

Dans cette perspective, la connaissance des processus phylétiques déterminés pouvant être étendus à différents groupes d'espèces fournirait au systématicien un élément naturel de classification le dégageant de toute subjectivité; en même temps, peut-être serait-il possible de vérifier dans quelle mesure les mécanismes de différenciation valables au niveau spécifique peuvent être étendus aux unités plus élevées, en particulier aux genres.

C'est en essayant d'étendre à d'autres genres et espèces les données réunies sur l'espèce *Mercurialis annua* L. s. l., que nous nous efforcerons d'accréditer les principales idées que nous venons d'exposer sur l'évolution des Euphorbiacées.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (E.), 1949. — *Introgressive hybridization*. New-York, Wiley and Sons, p. 1-109.
- ANDERSON (E.), 1936. — The species problem in *Iris*. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **23**, p. 457-509.
- ANDERSON (E.) et SAX (K.), 1936. — A cytological monograph of american species of *Tradescantia*. *Bot. Gaz.*, **97**, p. 433-476.
- ANDERSON (E.) et WOODSON (R. E.), 1935. — The species of *Tradescantia* indigenous to United States. *Contrib. Arnold. Arboretum*, n° 9.
- BASARMAN (M.), 1947. — La transpiration, facteur influent dans la proportion des sexes de *Mercurialis annua* L. *Inst. Bot. Pharm. génét.*, Istanbul.
- BAILLON (H.), 1858. — Recherches sur le groupe des Euphorbiacées. Thèse, Paris. — 1893. *Histoire des plantes : Monographie des Euphorbiacées*, Paris.
- BEADLE (G. W.), 1930. — Genetic and cytological studies of Mendelian asynapsis in *Zea Mays* Cornell Univ. Exp. Sta. Mem., **135**, p. 1-23. — 1932. The relation of crossing-over to chromosome association in *Zea-Euchlaena* hybrids. *Genetics*, **17**, p. 481-501.
- BITTER (G.), 1909. — Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von *Mercurialis annua* L. durch Isolation weiblicher Pflanzen. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **27**, p. 120-126.
- BLARINGHEM (L.), 1922. — Etudes sur le polymorphisme floral III. Variations de sexualité en rapport avec la multiplication des carpelles chez le *Mercurialis annua* L. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **69**, p. 84-89.
- BÖCHER (T. W.), 1936. — Cytological studies on *Campanula rotundifolia*. *Hereditas*, **22**, p. 269-277.
- BOUILLENNE (R. et M.), 1930. — La sexualité et les oxydations cellulaires de *Mercurialis annua* L. *Bull. Ac. Roy. Belg., cl. Sc.*, **5**, 16, p. 1047-1051.
- BRAUN-BLANQUET (J.), 1952. — *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. Macabet, édit., Vaizon la Romaine.
- BRIQUET (J.), 1899. — Observations critiques sur les conceptions actuelles de l'espèce végétale au point de vue systématique. In BURNAT (E.) : *Flore des Alpes maritimes*. Lyon.
- BRIQUET (J.) et DE LITARDIÈRE (R.), 1935. — *Prodrome flore de Corse*. Paul Lechevalier, édit., Paris.
- BUROLLET (P. A.), 1923. — Observations sur la Mercuriale annuelle. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **70**, p. 250-254.
- CASTANY (G.), 1956. — Essai de synthèse géologique du territoire Tunisie-Sicile. *Ann. Mines Géol. Tunisie*, **16**, p. 1-101.
- CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.), 1960. — *Traité de Botanique*. Les végétaux vasculaires, tome II. Masson et C^{ie}, édit., Paris.
- CLAUSEN (J. D.), KECK (D.) et HIESEY (W. M.), 1940. — Experimental studies on the nature of species I. The effect of varied environments on western North-american plants. *Carnegie Inst., Washington, Publ.* n° 520, p. 1-452. — 1945. Experimental studies on the nature of species II. Plant evolution through amphyploidy and autopolloidy with examples from the *Madiinæ*. *Carnegie Inst., Washington Publ.* n° 564, p. 1-174.
- CONTANDRIOPOULOS (J.), 1962. — Recherches sur la Flore endémique de la Corse et sur ses origines. *Ann. Fac. Sc. Nat. Marseille*, p. 3-354.
- DARLINGTON (C. D.), 1939. — *The evolution of genetic systems*. Cambridge, Cambridge Univ. Press, p. 1-149.

- DE BOLÓS (O.), 1954. — Essai sur la distribution géographique des climax dans la Catalogne. *Vegetacion. Acta geobot.*, **6**, p. 45-49.
- DE CANDOLLE (A. P.), 1862. — *Prodromus systematis universalis regni vegetabilis*, **15**, 1, *Euphorbiaceæ*, Masson et C^{ie}, édit., Paris.
- DOBZHANSKY (T.), 1951. — *Genetics and origin of species*. Columbia Univ. Press, New-York, p. 1-36.
- DURAND (B.), 1957. — Polymorphisme, polyploïdie et répartition des sexes chez les Mercuriales annuelles. *C. R. Ac. Sc.*, **244**, p. 1249-1251.
- EHRENDORFER (F.), 1958. — Die geographische und ökologische Entfaltung des europäisch-alpinen Polyploïdkomplexes *Galium anisophyllum* Vill. seit Beginn des Quartärs. *Upsala Universitets Arsskrift*, p. 176-181.
- EICHLER (A. W.), 1875-1878. — *Blutendiagramme* (Leipzig).
- EMBERGER (L.), 1939. — Aperçu sur la végétation du Maroc. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich*, **14**, p. 40-157. — 1942. Un projet d'une classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, **77**, p. 97-124. — 1955. Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Bot., Géol. et Zool. de l'Univ. Montpellier, Série Bot.*, **7**, p. 3-44.
- FAVARGER (C.), 1960. — Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique historique. *Ber. des Geobot. Inst. der Eidg. Techn. Hochschule*, **32**, p. 119-146.
- FONT-QUER (P.), 1953. — Géografia Botànica de la Península Iberica. *Geografia Universal de Vidal de la Blache*, **10**, p. 143-271.
- FURON (R.), 1959. — *La paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des Océans*. Payot, édit., p. 1-405.
- GABE (D. R.), 1939. — Inheritance of sex in *Mercurialis annua* L. in relation to cytoplasmic theory of sex inheritance. *Doklady Acad. Nauk U. R. S. S., N. S.*, **23**, p. 478-481.
- GAJEWSKI (W.), 1957. — A cytogenetic study on the genus *Geum* L. *Monographiæ Botanicae*, **4**, p. 1-416, Varsovie.
- GILES (N. H.), 1942. — Autopolyploïdy and geographical distribution in *Cuthbertia graminea* Small. *Amer. Jour. Bot.*, **29**, p. 637-645.
- GILLOT (P.), 1924 a. — Remarques sur le déterminisme du sexe chez *Mercurialis annua* L. *C. R. Ac. Sc.*, **178**, p. 1994-1995. — 1924 b. Observations sur le polymorphisme floral de *Mercurialis annua* L. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **71**, p. 684-692.
- GORENFILOT (G.), 1960. — La polyploïdie chez *Plantago coronopus* L., *Rev. Cyt. Biol. Vég.*, **22** p. 77-108.
- GOUNOT (M.), 1958. — Contribution à l'étude des groupements végétaux messicoles et rudéraux de la Tunisie. *Ann. Service Bot. et Agro. Tunisie*, **31**, p. 1-282.
- GREGOR (J. W.), 1942. — The units of experimental taxonomy. *Chronica Botanica*, **7**, p. 193-196.
- GUINOCHE (M.), 1955. — *Logique et dynamique du peuplement végétal*. Masson et C^{ie}, édit., Paris.
- GUSTAFSSON (A.), 1947. — Apomixis in higher plants. III Biotype and species formation. *Lunds Univ. Årsskr.*, **44** (2), p. 183-370. — 1948. Polyploïdy, life-form, and vegetative reproduction. *Hereditas*, **34**, p. 1-22.
- HESLOP-HARRISON (J. et Y.), 1957. — The effect of carbon monoxide on sexuality in *Mercurialis ambigua* L. *New Phytol.*, **56**, p. 352-355.
- HEYER, 1883. — Unters. Verh. Geschl. Diss. Halle in das Pflanzenreich. ENGLER, IV, 276, *Euphorbiaceæ*, *Acalyphæ*, *Mercurialinæ*, Leipzig, 1914.
- HUXLEY (L.), 1942. — *Evolution, the modern synthesis*. Harper and Brothers, New-York, p. 1-645.
- JEANNEL (R.), 1942. — *La genèse des faunes terrestres. Eléments de biogéographie*. Bibliothèque de l'Institut maritime et colonial, Presse Universitaire de France, p. 1-503.
- JURY (A.) et DEDEBANT (G.), 1925. — *Les types du temps au Maroc*. Mémorial de l'O. N. M., Paris.
- KUHN (Z.), 1941. — Untersuchungen zur Frage einer hormonalen oder zellulären Geschlechtsdifferenzierung bei Blütenpflanzen. *Planta*, **32**, p. 286-342.

- L'HÉRITIER (PH.) et TEISSIER (G.), 1933. — Etude d'une population de *Drosophiles* en équilibre. *C. R. Ac. Sc.*, **197**, p. 1765. — 1937. Elimination des formes mutantes dans les populations de *Drosophiles*. I : Cas des *Drosophiles* « Bar ». II : Cas des *Drosophiles* « ebony ». *C. R. Soc. Biol.*, **124**, p. 880-882.
- LE HOUEROU (H. N.), 1959. — Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. *Thèse Montpellier*, p. 1-571.
- LINNÉ (C. H.), 1753. — *Species Plantarum*.
- LORET (H.) et BARRANDON (A.), 1887. — *Flore de Montpellier*, 2^e éd. Masson et C^{ie}, édit., Paris.
- LÖVE (A.) et LÖVE (D.), 1943. — The significance of differences in distribution of diploids and polyploids, *Hereditas*, **29**, p. 145-163. — 1949. The geobotanical significance of polyploidy. 1. Polyploidy and latitude. *Portugal Acta Biol.*, Série A, R. B., Goldschmidt, p. 274-352.
- MAC CLINTOCK (B.), 1941 a. — The stability of broken end of chromosome in *Zea Mays* L. *Genetics*, **26**, p. 234-282. — 1941 b. The association of mutants with homozygous deficiencies in *Zea Mays* L. *Genetics*, **26**, p. 542-571.
- MANTON (I. Miss), 1934. — The problem of *Biscutella laevigata* L. *Zeitschr. ind Abst.-u. Vererbl.*, **67**, p. 41-57. — 1937. The problem of *Biscutella laevigata* L. II. The evidence from meiosis. *Ann. Bot., N. S.*, **1**, p. 439-462. — 1950. *Problems of cytology and evolution in Pteridophyta*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 1-316.
- MARIE-VICTORIN (Frère), 1929. — Le dynamisme dans la flore de Québec. *Contr. Lab. Bot. Montréal*, n° 13, p. 1-89. — 1938. Phytogeographical problems of eastern Canada. *Amer. Midl. Nat.*, **19**, p. 489-558.
- MARTINOLI (G.), 1954. — La cytotaxinomie expérimentale appliquée aux espèces végétales de la Sardaigne et en particulier aux endémiques. *VIII^e Cong. intern. Bot.*, Paris, Section IX, p. 78-79.
- MOLINIER (R.), 1954. — Les climax côtiers de la Méditerranée occidentale. *Vegetatio Acta Geobotanica*, **4**, 1, III, fasc. 5, p. 284-308.
- MOLLIARD (M.), 1898 a. — De l'hermaphroditisme chez la *Mercuriale* et le Chanvre. *Rev. Gén. Bot.*, **26**, p. 454-457. — 1898 b. — De l'influence de la température sur la détermination du sexe. *C. R. Ac. Sc.*, **2**, p. 669.
- MÜNTZING (A.), 1930. — Outlines to a genetic monograph of *Galeopsis*. *Hereditas*, **13**, p. 185-341. — 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, **21**, p. 263-378.
- NEGODI (G.), 1937. — Rilievi sperimentali e considerazioni sulla trasmissione dei sessi in *Mercurialis annua* L. *Boll. Soc. Adr. Sci. Nat., Trieste*, **36**, p. 5-11.
- NICOLAS (G.), 1919. — Remarques sur le *Mercurialis annua* L. var. *ambigua*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, **10**, p. 61-65. — 1923. Nouvelles remarques sur le *Mercurialis ambigua* L. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, **14**.
- NOZERAN (R.), 1955. — Contribution à l'étude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparée). *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11^e série, **16**, p. 1-224.
- OWEN (F. V.), 1945. — Cytoplasmically inherited male sterility in Sugar Beets. *Journ. Agr. Research*, **71**, p. 423-440.
- PAX (F.), 1914. — *Euphorbiaceæ, Acalyphaeæ, Mercurialinæ*, In ENGLER, *Das Pflanzenreich*, **4**, 147, VII, Leipzig et Berlin.
- PAYER (J.-B.), 1857. — *Traité d'organogénie comparée de la fleur* (Paris).
- PONS (A.) et QUEZEL (P.), 1956. — Premiers résultats de l'analyse palynologique de quelques paléosols sahariens. *C. R. Ac. Sc.*, **243**, p. 1656-1658.
- PORTÈRES (R.), 1956. — Taux sexuel chez *Mercurialis annua* L. *Journ. Agr. trop. et de Bot. appl.*, **3**, p. 443-445.
- REESE (G.), 1958. — Polyploidie und Verbreitung. *Zeitschr. für Bot.*, **46**, p. 339-354.
- REYNIER (A.), 1922. — Semi-hermaphroditisme chez le *Mercurialis annua* L. sur tous les pieds dits femelles du type et de la forme *ambigua*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **69**, p. 460-461.
- RHOADES (M.), 1947. — Crossover chromosomes in unreduced gametes of asynaptic maize. *Genetics*, **32**, p. 101.
- RILEY (R.) et CHAPMAN (V.), 1958. — Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature* (London), **182**, p. 713-715.

- RIVAS-GODAY (S.), 1960. — *Mapa de vegetacion de la Péninsula Iberica e islas Baleares*.
- SAUVAGE (C.), 1961. — Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, série Bot., **21**, p. 1-462.
- SINNOTT (E. W.), 1916. — Comparative rapidity of evolution in various plant types. *Amer. Nat.*, **50**, p. 466-478.
- SINSKAIA (E. N.), 1931. — The study of species in their dynamics and interrelation with different types of vegetation. *Bull. Appl. Bot., Gen., Plant. Breed.*, **25**, p. 1-97.
- SMITH (L.), 1942. — Cytogenetics of factor for multiploidy sporocytes in Barley. *Amer. Journ. Bot.*, **29**, p. 189-191.
- SOUVILLE (M. G.), 1922. — Observations sur le dimorphisme de *Mercurialis annua* L. *Rev. Gen. Bot.*, **37**, p. 49-62.
- STEBBINS JR (G. L.), 1942. — Polyploid complexes in relation to ecology and the history of floras. *Amer. Nat.*, **76**, p. 36-45. — 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia Univ. Press, New-York, p. 1-643.
- STRASBURGER (ED.), 1920. — Versuche mit diöischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. *Biol. Zbl.*, **20**.
- SWIETLINSKA (Z.), 1960. — Spontaneous polyploidization in *Rumex* hybrids. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, **29**, p. 79-98.
- THOMAS (R. G.), 1958. — Sexuality in diploid and hexaploid races of *Mercurialis annua* L. *Ann. Bot., N. S.*, **22**, n° 85.
- TISCHLER (G.), 1935. — Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb.*, **67** (1), p. 1-36.
- TROUPIN (G.), 1947. — Etude de la croissance et de la sexualité de *Mercurialis annua* L. *Bull. Soc. Roy. Bot., Belgique*, **79**, 2° série, fasc. 1 et 2, p. 96-99.
- TURESSON (G.), 1936. — Rassenökologie und Pflanzengeographie. *Bot. Not.*, **420**.
- VINDT (J.), 1953. — Monographie des Euphorbiacées du Maroc, *Mercurialis*. *Trav. Inst. Sc. Chérifien*, série Bot., **17**, p. 13-17.
- WRIGHT (S.), 1940. — The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. In HUXLEY, édit., *The new Systematics*, p. 161-183.
- YAMPOLSKY (C.), 1916. — Observation on inheritance of sex ratios in *Mercurialis annua* L. *Memor. New-York Bot. Gard.*, **6**, p. 60. — 1919. Inheritance of sex in *Mercurialis annua* L. *Amer. Journ. Bot.*, **6**, p. 410. — 1920. Sex intergradation in the flowers of *Mercurialis annua* L. *Amer. Journ. Bot.*, **7**, p. 95. — 1925. Die Chromosomen in der männlichen Pflanze von *Mercurialis annua* L. *Ber. deuts. bot. Ges.*, **241**, p. 1143. — 1930. The further behavior of sex in *Mercurialis annua* L. (*Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbe.*, **55**, p. 267-299). — 1933. Sex and chromosomes in plant. *Bull. Torrey Bot. Club*, **60**, p. 639-655. — 1934. The cytology of the intersexual flowers of the *Mercurialis annua* L. : a morphogenetic study. *Amer. Journ. Bot.*, **21**, p. 651-672.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

PLOÏDIE CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES

VU ET APPROUVÉ :

Montpellier, le 19 avril 1963.

Pour le Doyen de la Faculté des Sciences,
l'Assesseur,

R. JOUTY.

VU

ET PERMIS D'IMPRIMER :

Montpellier, le 22 avril 1963.

Pour le Recteur
de l'Académie de Montpellier,
le Vice-Président du Conseil de l'Université,

B. CHARLES.

Soullisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 1^{er} trim. 1964. N° d'ordre : 601.
Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 1^{er} trim. 1964. N° d'ordre : 4073.

(Printed in France.)